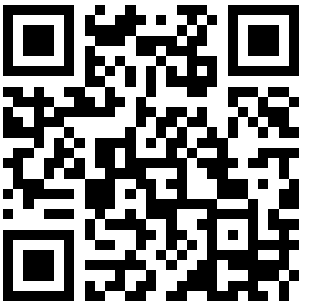
This is a reproduction of a library book that was digitized by Google as part of an ongoing effort to preserve the information in books and make it universally accessible.

Google™ books

https://books.google.com



A propos de ce livre

Ceci est une copie numérique d'un ouvrage conservé depuis des générations dans les rayonnages d'une bibliothèque avant d'être numérisé avec précaution par Google dans le cadre d'un projet visant à permettre aux internautes de découvrir l'ensemble du patrimoine littéraire mondial en ligne.

Ce livre étant relativement ancien, il n'est plus protégé par la loi sur les droits d'auteur et appartient à présent au domaine public. L'expression "appartenir au domaine public" signifie que le livre en question n'a jamais été soumis aux droits d'auteur ou que ses droits légaux sont arrivés à expiration. Les conditions requises pour qu'un livre tombe dans le domaine public peuvent varier d'un pays à l'autre. Les livres libres de droit sont autant de liens avec le passé. Ils sont les témoins de la richesse de notre histoire, de notre patrimoine culturel et de la connaissance humaine et sont trop souvent difficilement accessibles au public.

Les notes de bas de page et autres annotations en marge du texte présentes dans le volume original sont reprises dans ce fichier, comme un souvenir du long chemin parcouru par l'ouvrage depuis la maison d'édition en passant par la bibliothèque pour finalement se retrouver entre vos mains.

Consignes d'utilisation

Google est fier de travailler en partenariat avec des bibliothèques à la numérisation des ouvrages appartenant au domaine public et de les rendre ainsi accessibles à tous. Ces livres sont en effet la propriété de tous et de toutes et nous sommes tout simplement les gardiens de ce patrimoine. Il s'agit toutefois d'un projet coûteux. Par conséquent et en vue de poursuivre la diffusion de ces ressources inépuisables, nous avons pris les dispositions nécessaires afin de prévenir les éventuels abus auxquels pourraient se livrer des sites marchands tiers, notamment en instaurant des contraintes techniques relatives aux requêtes automatisées.

Nous vous demandons également de:

+ *Ne pas utiliser les fichiers à des fins commerciales* Nous avons conçu le programme Google Recherche de Livres à l'usage des particuliers. Nous vous demandons donc d'utiliser uniquement ces fichiers à des fins personnelles. Ils ne sauraient en effet être employés dans un quelconque but commercial.

+ *Ne pas procéder à des requêtes automatisées* N'envoyez aucune requête automatisée quelle qu'elle soit au système Google. Si vous effectuez des recherches concernant les logiciels de traduction, la reconnaissance optique de caractères ou tout autre domaine nécessitant de disposer d'importantes quantités de texte, n'hésitez pas à nous contacter. Nous encourageons pour la réalisation de ce type de travaux l'utilisation des ouvrages et documents appartenant au domaine public et serions heureux de vous être utile.

+ *Ne pas supprimer l'attribution* Le filigrane Google contenu dans chaque fichier est indispensable pour informer les internautes de notre projet et leur permettre d'accéder à davantage de documents par l'intermédiaire du Programme Google Recherche de Livres. Ne le supprimez en aucun cas.

+ *Rester dans la légalité* Quelle que soit l'utilisation que vous comptez faire des fichiers, n'oubliez pas qu'il est de votre responsabilité de veiller à respecter la loi. Si un ouvrage appartient au domaine public américain, n'en déduisez pas pour autant qu'il en va de même dans les autres pays. La durée légale des droits d'auteur d'un livre varie d'un pays à l'autre. Nous ne sommes donc pas en mesure de répertorier les ouvrages dont l'utilisation est autorisée et ceux dont elle ne l'est pas. Ne croyez pas que le simple fait d'afficher un livre sur Google Recherche de Livres signifie que celui-ci peut être utilisé de quelque façon que ce soit dans le monde entier. La condamnation à laquelle vous vous exposeriez en cas de violation des droits d'auteur peut être sévère.

À propos du service Google Recherche de Livres

En favorisant la recherche et l'accès à un nombre croissant de livres disponibles dans de nombreuses langues, dont le français, Google souhaite contribuer à promouvoir la diversité culturelle grâce à Google Recherche de Livres. En effet, le Programme Google Recherche de Livres permet aux internautes de découvrir le patrimoine littéraire mondial, tout en aidant les auteurs et les éditeurs à élargir leur public. Vous pouvez effectuer des recherches en ligne dans le texte intégral de cet ouvrage à l'adresse `http://books.google.com`

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

MÉMOIRES COURONNÉS

ET

MÉMOIRES DES SAVANTS ÉTRANGERS

PUBLIÉS PAR

L'ACADÉMIE ROYALE

DES SCIENCES, DES LETTRES ET DES BEAUX-ARTS DE BELGIQUE.

Digitized by Google

Digitized by Google

MÉMOIRES COURONNÉS

ET

MÉMOIRES DES SAVANTS ÉTRANGERS

PUBLIÉS PAR

L'ACADÉMIE ROYALE

DES SCIENCES, DES LETTRES ET DES BEAUX-ARTS DE BELGIQUE

TOME LVII

BRUXELLES

HAYEZ, IMPRIMEUR DE L'ACADÉMIE ROYALE DES SCIENCES, DES LETTRES
ET DES BEAUX-ARTS DE BELGIQUE
rue de Louvain, 112

1898-1899

Digitized by Google

Digitized by Google

TABLE

DES

MÉMOIRES CONTENUS DANS LE TOME LVII

CLASSE DES SCIENCES

1. — Sur les distances moyennes à la côte dans les Océans (14 pages et 3 planches); par Jean De Windt.

2. — Recherches anatomiques et physiologiques sur le *Tradescantia virginica* L, au point de vue de l'organisation générale des Monocotylées et du type Commélinées en particulier (304 pages et 27 planches); par A. Gravis.

3. — Recherches morphologiques et phylogénétiques sur les Molusques archaïques (113 pages et 24 planches); par Paul Pelsener.

4. — Recherches expérimentales sur la circulation sanguine chez l'Anodonte (28 pages, 7 figures et 2 planches); par Victor Willem et Achille Minne.

Digitized by Google

Digitized by Google

SUR

LES DISTANCES MOYENNES A LA COTE

DANS

LES OCÉANS

PAR

Jean DE WINDT

DOCTEUR EN SCIENCES NATURELLES

(Présenté à la Classe des sciences dans la séance du 5 février 1898.)

Digitized by Google

Digitized by Google

SUR

LES DISTANCES MOYENNES A LA COTE

DANS

LES OCÉANS

Un des éléments de la connaissance d'une surface est la distance moyenne de cette surface à ses propres limites. Dans la *Morphologie der Erdoberfläche* (*), Penck développe les formules qui permettent de la calculer, après que Rohrbach eut déjà, quelques années auparavant, envisagé la question au point de vue mathématique et en eut donné l'application aux continents (**). Mais jusqu'à présent, les masses continentales seules ont été considérées sous ce rapport : ainsi les continents simultanément par Penck et Rohrbach, la France par Hahn, l'Empire allemand par Michael, etc. (***).

(*) Volume I, pp. 70-73.

(**) Carl Rohrbach, *Ueber mittlere Grenzabstände. Vorschläge zur arithmetischen und graphischer Darstellung und Vergleichung geographischer Verhältnisse.* Abdr. aus Petermanns Mitteilungen, 1890. Heft III und IV, pp. 1-6.

(***) Penck, *loc. cit.*, pp. 122-124; — Rohrbach, *loc. cit.*, pp. 7-12; — Hahn in Kirchhoffs, *Länderkunde von Europa*, II, 2, 1890, p. 10; — Michael, *Meerfernen des Deutschen Reiches* (XV. Jahresbericht d. Vereins der Geographen, Wien 1889); etc.

Digitized by Google

Quant aux océans, ils ont été complètement négligés, si l'on excepte une petite carte au 300,000,000e environ, publiée dans l'atlas allemand de Spamer, et où figurent les isochores (*) océaniques, qui n'ont toutefois fait l'objet d'aucune mesure ni d'aucun examen d'ensemble.

Le travail que nous présentons a pour objet de remplir cette lacune pour ce qui concerne les trois océans.

*
* *

Afin de pouvoir effectuer nos mesures, nous avons construit et dessiné les cartes des trois océans — les cartes qui accompagnent le travail sont une réduction de celles dont nous nous sommes servi — dans la projection équivalente de Lambert; les centres respectifs des cartes sont :

Pour l'Océan Pacifique un point par 0° lat. et 160° long. W.;
Pour l'Océan Atlantique un point par 0° lat. et 30° long. W.;
Pour l'Océan Indien un point par 40° lat. S et 80° long. E.

Les côtes et les îles y ont été reportées d'après les cartes de l'Amirauté anglaise, les océans étant prolongés vers le sud jusqu'aux limites encore en grande partie hypothétiques du continent antarctique, telles que Murray les a tracées (**). Quant aux isochores, nous les avons construits de 500 en 500 kilomètres, en y ajoutant pour l'Océan Pacifique ceux de 250 kilomètres et de 2,250 kilomètres, qui avaient une certaine importance pour le calcul de l'isochore moyenne. Nous reviendrons plus loin sur la façon dont ils sont disposés dans les océans.

(*) De ἴσος et de χωρίς. Nous croyons pouvoir introduire ce mot analogue à isohypse, isohyète, etc., — d'autant plus que le mot chorigraphique, analogue à hypsographique, hyétographique, etc., existe déjà — pour désigner les lignes d'égale distance à une limite donnée.

(**) Pour les données de surface dont nous avons dû faire usage, nous avons eu recours au travail de KARSTENS, *Eine neue Volumberechnung der Oceane*, Kiel, 1894. Mais comme Karstens s'arrête au cercle polaire austral, nous avons dû mesurer nous-même, aussi

Digitized by Google

I. — RÉSULTATS DES MESURES.

Les résultats des mesures effectuées au moyen d'un planimètre polaire d'Amsler, à l'effet de déterminer les surfaces comprises par chaque isochore successif, sont résumés dans le tableau suivant :

Tableau I.

Au delà de km.	Océan Pacifique km².	Océan Atlantique km².	Océan Indien.
0	164.810,000	83.310 000	75,390,000
250	128.140,000	»	»
500	93,320,000	45,780 000	40,870,000
1,000	48 810,000	14,850,000	15,360,000
1,500	23 880,000	250,000	3.030,000
2,000	9,920,000	20,000	»
2,250	2,000	»	»

Les points les plus éloignés de la côte se trouvent dans l'Océan Pacifique à 2,265 kilomètres par 136°52′ long. W. et 12°55′ lat. N.; dans l'Océan Atlantique à 2,050 kilomètres par 43°34′ long. W. et 24°7′ lat. N.; dans l'Océan Indien à 1,700 kilomètres par 101° long. E. et 49° lat. S.

exactement que possible, la surface des zones s'étendant entre le cercle polaire et le continant antarctique, que nous avons rattachées aux océans. Nous avons obtenu ainsi :

Pour la zone s'étendant de 147° long. E. à 70° long. W. 4,330,000 km².
Pour la zone s'étendant de 70° long. W. à 20° long. E. 3,530,000 —
Pour la zone s'étendant de 20° long. E. à 147° long. E. 2,823,000 —

ce qui fait que les océans, tels que nous les avons envisagés, ont une étendue :

L'Océan Pacifique de 160,480,000 + 4,330,000 = 164,810,000 km².
L'Océan Atlantique de 79,780,000 + 3,530,000 = 83,310,000 —
L'Océan Indien de 72,563,000 + 2,823,000 = 75,390,000 —
Soit au total. . . 323,510,000 km².

Digitized by Google

Les valeurs ainsi obtenues permettent de calculer immédiatement les surfaces comprises entre deux isochores successifs :

Tableau II.

Km.	Océan Pacifique km².	Océan Atlantique km².	Océan Indien km².
0 à 250	36,670,000	37,530 000	34,520,000
250 à 500	34,820,000		
500 à 1,000	44,510,000	30,930.000	25,510,000
1,000 à 1,500	24,930.000	14 600,000	12.330,000
1,500 à 1,700	13,960,000	230,000	3,030,000
1,700 à 2,000			
2,000 à 2,050	9,920,000	20,000	»
2,050 à 2,250			
2,250 à 2,265	2,000	»	»

Si nous considérons les trois océans dans leur ensemble, avec une superficie totale de 323,510,000 kilomètres carrés, nous trouvons, en combinant les nombres du second tableau :

De 0 à 500 km.	143,540,000 km²
De 500 à 1,000 —	100,950,000 —
De 1,000 à 1,500 —	51,860,000 —
De 1,500 à 2,000 —	17,220,000 —
De 2,000 à 2,265 —	9,940,000 —

et en combinant les nombres du tableau I :

Au delà de 500 km.	179,970,000 km²
— de 1,000 —	79,020,000 —
— de 1,500 —	27,160,000 —
— de 2,000 —	9,940,000 —

*
* *

Digitized by Google

Distances moyennes des océans à la côte, et rapports entre les distances moyennes des océans et les distances moyennes de calottes sphériques de même surface. — Les distances moyennes s'obtiennent par la mesure des courbes chorigraphiques, imaginées par Rohrbach sur le modèle des courbes hypsographiques de Penck : les surfaces comprises par les divers isochores sont portées comme abscisses dans un système de coordonnées rectangulaires, les distances respectives étant portées sur l'axe des ordonnées. La mesure de la surface de la courbe, en rapport avec la longueur de sa base, permet de déterminer la distance moyenne.

Nous avons obtenu ainsi une distance moyenne :

Pour l'Océan Pacifique de 765 km.

Pour l'Océan Atlantique de 606 —

Pour l'Océan Indien de 621 —

pour les trois océans ensemble une valeur de 695 kilomètres, d'après l'équation

$$F = \frac{765 \times 16\,481}{32\,351} + \frac{606 \times 8\,331}{32\,351} \times \frac{621 \times 7\,539}{32\,351},$$

dans laquelle

$$\frac{16\,481}{32\,351}, \quad \frac{8\,331}{32\,351} \quad \text{et} \quad \frac{7\,539}{32\,351}$$

représentent les proportions respectives pour lesquelles l'Océan Pacifique, l'Océan Atlantique et l'Océan Indien entrent dans la surface totale des trois océans.

Si l'on représente par D les distances maximum que peuvent présenter des calottes sphériques de même étendue qu'une surface considérée, prises sur une sphère de rayon r, les distances moyennes E se déduisent de l'équation (*)

$$E_m = \frac{D}{3}\left(1 + \frac{D^2}{30r^2}\right).$$

(*) Penck, *loc. cit.*, p. 71, formule (31 c.).

Digitized by Google

Pour le Grand Océan, D = 7,689 kilomètres ; nous obtenons

$$E_m = \frac{7\,689}{3}\left(1 + \frac{(7\,689)^2}{30\,(6\,370)^2}\right)$$

$$E_m = 2\,563 \times 1{,}049 = 2\,688 \text{ kilomètres};$$

pour l'Océan Atlantique, où D = 5,290 kilomètres, le résultat est

$$E_m = \frac{5\,290}{3}\left(1 + \frac{(5\,290)^2}{30(6\,570)^2}\right)$$

$$E_m = 1\,763 \times 1.023 = 1\,815 \text{ kilomètres};$$

pour l'Océan Indien, où D = 5,019 kilomètres, nous avons :

$$E_m = \frac{5\,019}{3}\left(1 + \frac{\overline{5\,019}^2}{30.\overline{6\,370}^2}\right)$$

$$E_m = 1\,673 \times 1.021 = 1\,708 \text{ kilomètres.}$$

Les rapports entre les distances moyennes des océans et les distances moyennes des calottes sphériques de même surface sont, par conséquent, pour le Pacifique, $\frac{2688}{765} = 3.5$; pour l'Atlantique, $\frac{1805}{606} = 3$; pour l'Océan Indien, $\frac{1708}{621} = 2.75$. Ces rapports montrent que c'est l'Océan Indien qui présente, relativement à sa surface, la distance moyenne la plus considérable, tandis que l'Océan Pacifique vient sous ce rapport en dernier lieu, et que l'Océan Atlantique occupe une position intermédiaire.

*
* *

Distances maximum des Océans, distances maximum des calottes sphériques de même surface et rapports entre ces deux séries de valeurs. — Les

Digitized by Google

distances maximum de calottes sphériques de même surface qu'une surface donnée se calculent (*) d'après la formule :

$$R = 2r\left[\sqrt{\frac{G}{K}} + \frac{1}{6}\sqrt{\left(\frac{G}{K}\right)^3} + \frac{3}{40}\sqrt{\left(\frac{G}{K}\right)^5}\right]$$

si la surface considérée est supérieure à 90,000,000 de kilomètres carrés; et d'après la formule :

$$R = \sqrt{\frac{G}{\pi}}\left(1 + \frac{1}{6}\frac{G}{K}\right)$$

si la surface considérée n'atteint pas cette valeur. Dans ces formules R est la distance cherchée, r le rayon terrestre = 6,370 kilomètres, K la surface totale du globe = 509,950,000 kilomètres carrés, G la surface considérée.

Le développement de ces équations donne :

I. Océan Pacifique :

$$R_P = 2 \times 6\,370\left[\sqrt{\frac{16\,481}{50\,995}} + \frac{1}{6}\sqrt{\left(\frac{16\,481}{50\,995}\right)^3} + \frac{3}{40}\sqrt{\left(\frac{16\,481}{50\,995}\right)^5}\right]$$

$$R_P = 12\,740\,(0.56849 + 0.03062 + 0.0044535)$$

$$R_P = 12\,740 \times 0.60356 = 7\,689 \text{ kilomètres;}$$

II. Océan Atlantique :

$$R_A = \sqrt{\frac{83\,310\,000}{\pi}}\left(1 + \frac{1}{6} \times \frac{8\,331}{50\,995}\right)$$

$$R_A = 5149.6 \times 1.02723 = 5\,290 \text{ kilomètres;}$$

III. Océan Indien :

$$R_I = \sqrt{\frac{75\,390\,000}{\pi}}\left(1 + \frac{1}{6} \cdot \frac{7\,539}{50\,995}\right)$$

$$R_I = 4987.7 \times 1.02464 = 5\,019 \text{ kilomètres.}$$

Les distances maximum des trois océans, telles qu'elles résultent des

(*) PENCK, *loc. cit.*, p. 68, formules (30) et (30*c*)

Digitized by Google

mesures directes, étant de 2,265 kilomètres, 2,050 kilomètres et 1,700 kilomètres, les rapports entre les deux séries de valeurs maximum sont donc :

$$\text{Pour l'Océan Pacifique } \frac{7,689}{2,265} = 3,4,$$

$$\text{Pour l'Océan Atlantique } \frac{5,290}{2,050} = 2,6,$$

$$\text{Pour l'Océan Indien } \frac{5,019}{1,700} = 3,$$

montrant que c'est l'Océan Atlantique qui, proportionnellement à sa surface, présente la plus grande distance à la côte, l'inverse étant le cas pour l'Océan Pacifique.

*
* *

Nous ajoutons encore le tableau suivant où les nombres obtenus sont réduits en °/₀, ce qui permet de comparer aisément la façon dont se comportent les diverses régions dans les trois océans.

Tableau III.

Kilomètres.	Océan Pacifique °/₀.	Océan Atlantique °/₀.	Océan Indien °/₀.
0 à 250	22.25 } 44.38	45.05	45.79
250 à 500	22.13 }		
500 à 1,000	26	37.12	38.83
1,000 à 1,500	15.10	17.53	16.36
1,500 à 1,700	»	»	4.02
1,500 à 2,000	8.50	0.28	»
2,000 à 2,050	»	0.02	»
2,000 à 2,265	6.02	»	»

Digitized by Google

II. — DISTRIBUTION DES ISOCHORES.

Océan Pacifique (*). — Le fait le plus surprenant est sans conteste celui que l'isochore de 500 kilomètres englobe toutes les îles, à l'exception des îles Sandwich qui en sont complètement entourées, des îles Sala-y-Gomez et Wai-hu et d'une couple de petits groupes tout à fait australx. Les îles Philippines, Bonin et les Mariannes séparent entièrement du reste de la grande masse océanique une petite étendue d'océan; d'autres portions, de moindre étendue toutefois, qui se trouvent dans le même cas, sont situées entre l'île Norfolk, la Nouvelle-Calédonie, les Nouvelles-Hébrides, les archipels Fiji et Tonga, l'île Kermadec et l'île Nord de la Nouvelle-Zélande; puis en divers points entre la Nouvelle-Guinée et les archipels voisins d'une part, et les îles Carolines d'autre part. L'isochore de 250 kilomètres permet de subdiviser le grand complexe insulaire en plusieurs groupes :

1. Le groupe de la Nouvelle-Zélande;
2. Le groupe des îles de la Société, des îles Marquises et Tuamotou;
3. Le groupe des îles Fiji et Tonga;
4. Le groupe des îles Gilbert et Marshall;
5. Le groupe de la Nouvelle-Calédonie et des Nouvelles-Hébrides;
6. Le groupe de la Nouvelle-Guinée et îles Salomon, etc.

Ces trois derniers groupes communiquent entre eux, et les deux derniers sont largement ouverts du côté continental.

L'isochore de 1,000 kilomètres divise la masse océanique restante en

(*) Voir la carte de l'Océan Pacifique, planche I.

Digitized by Google

deux zones principales, l'une australe, entre le continent antarctique d'une part, l'île de Pâques et les îles Marquises d'autre part, ayant son plus grand développement dans la direction des parallèles; l'autre, bien plus considérable, s'étendant avec une largeur d'environ 4,000 kilomètres, entre l'Amérique et l'Océanie, et cela du 20° lat. S. jusqu'au 50° lat. N., parallèle dans son ensemble à la côte américaine : c'est le développement remarquable de cette zone qui constitue le fait le plus caractéristique de la carte chorimétrique du grand Océan. Notons encore que la distance maximum et la distance moyenne se rapprochent des valeurs correspondantes pour l'Asie (2,400 et 770 kilomètres).

*
* *

Océan Atlantique (*). — Dans cet Océan l'isochore de 500 kilomètres suit les côtes en englobant les îles du Cap-Vert, les Canaries, les Madères et même les Açores, qui s'avancent pourtant au loin dans l'Océan; il se tient au large de l'Irlande, de l'Islande et du Groenland, et suit la côte américaine en passant au large des Bermudes, des îles Bahama, des Antilles et de l'île Saint-Paul. Au sud les Falkland, la Géorgie du Sud et les îles Sandwich sont en rapport avec le continent antarctique. Seules donc les îles Bouvet (Bouvet, Liverpool et Lindsay), les îles de Tristan d'Acunha et de Gough, Trinidad, Ascension et Saint-Hélène en sont entourées de toutes parts. L'isochore de 1,000 kilomètres délimite trois régions distinctes : l'une des Açores au Canada et au Groenland; la deuxième, plus étendue, où s'observe la distance maximale de 2,050 kilomètres entre la côte américaine de Terre-Neuve au Cap San-Roque, l'île Saint-Paul, les îles du Cap-Vert et les Açores; la troisième enfin, d'une forme des plus irrégulières, au sud de l'équateur, et quelque peu massive seulement entre Trinidad, Tristan d'Acunha, la Géorgie du Sud et les côtes des îles Falkland, de la Patagonie et de la République Argentine. Cette dernière région se continue dans

(*) Voir la carte de l'Océan Atlantique, planche II.

Digitized by Google

l'Océan Indien par une bande étroite, et envoie entre Trinidad d'une part, Ascension et Saint-Hélène de l'autre, un prolongement vers le nord jusqu'au voisinage de l'Équateur.

*
* *

Océan Indien (*). — L'isochore de 500 kilomètres tracé le long du continent Antarctique n'est pas rattaché à celui tracé soit au sud de l'Afrique, soit au sud de l'Australie et de la Tasmanie. L'isochore de 500 kilomètres septentrional comprend les iles au large de Madagascar jusqu'à l'ile Rodrigue à l'est, les Seychelles au nord, pénètre dans le golfe d'Oman, rattache au continent Asiatique les Maledives, Ceylan, les Andamanes et les Nicobares, et suit assez exactement la côte des iles de la Sonde et celle de l'Australie, dont il n'est détourné que par l'ile Christmas et l'archipel des Keeling, pour se rattacher à l'isochore de 500 kilomètres du Grand Océan. Entièrement séparées du continent sont Amsterdam et Saint-Paul, les iles Kerguelen et Heard, les iles Crozet et Marion. L'isochore de 1,000 kilomètres détermine l'existence de trois régions : une première assez étroite, prolongée de l'Océan Atlantique au sud des iles Marion et Crozet, jusque vers 57° long. E.; une deuxième dans le golfe d'Oman; la troisième, la plus considérable, large de 1,000 à 1,400 kilomètres et s'étendant d'abord dans la direction des parallèles au sud de l'Australie, s'infléchissant ensuite vers le nord jusqu'au 20° lat. S. d'où elle envoie un prolongement assez massif vers le nord jusqu'au 5° lat. S., et un autre, plus étroit, vers le sud-ouest, entre l'ile Rodrigue, Maurice, Réunion et Madagascar d'une part, Amsterdam, Kerguelen et Crozet d'autre part, jusqu'au delà du 40° long. E. C'est dans cette zone que s'observent les distances les plus considérables, dans une bande étendue de 3 millions de kilomètres carrés au delà de l'isochore de 1,500 kilomètres : l'Océan Indien est proportionnellement à sa surface le plus massif des trois océans.

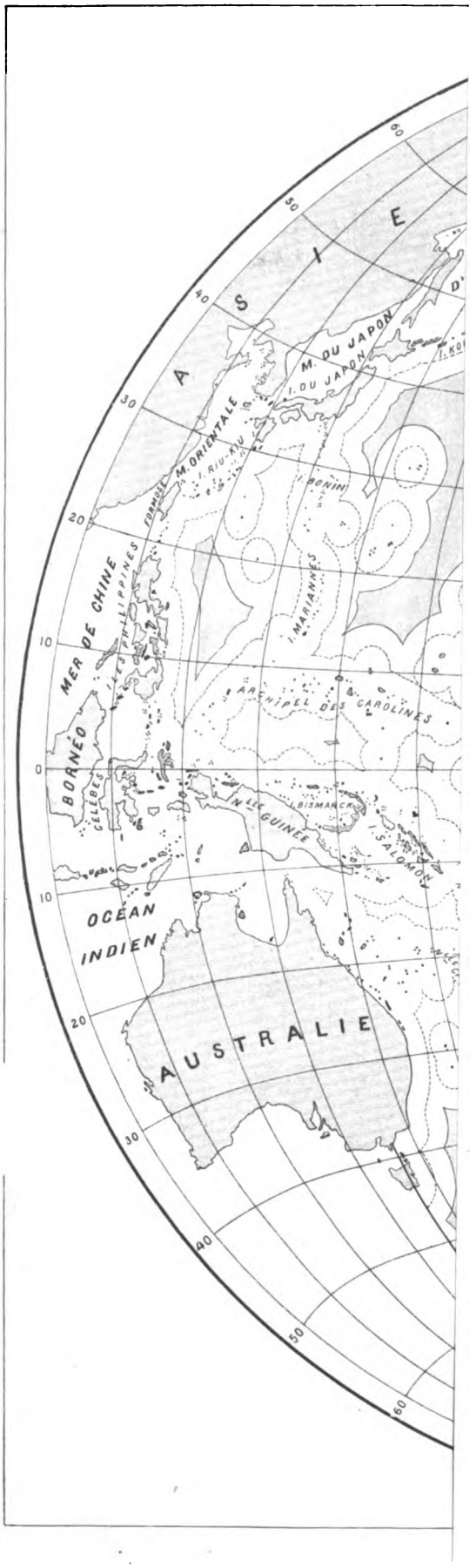
(*) Voir la carte de l'Océan Indien, planche III.

Digitized by Google

Ce travail, commencé à l'Institut de géographie de l'Université à Vienne, a été complété et achevé au laboratoire de géologie de l'Université à Gand.

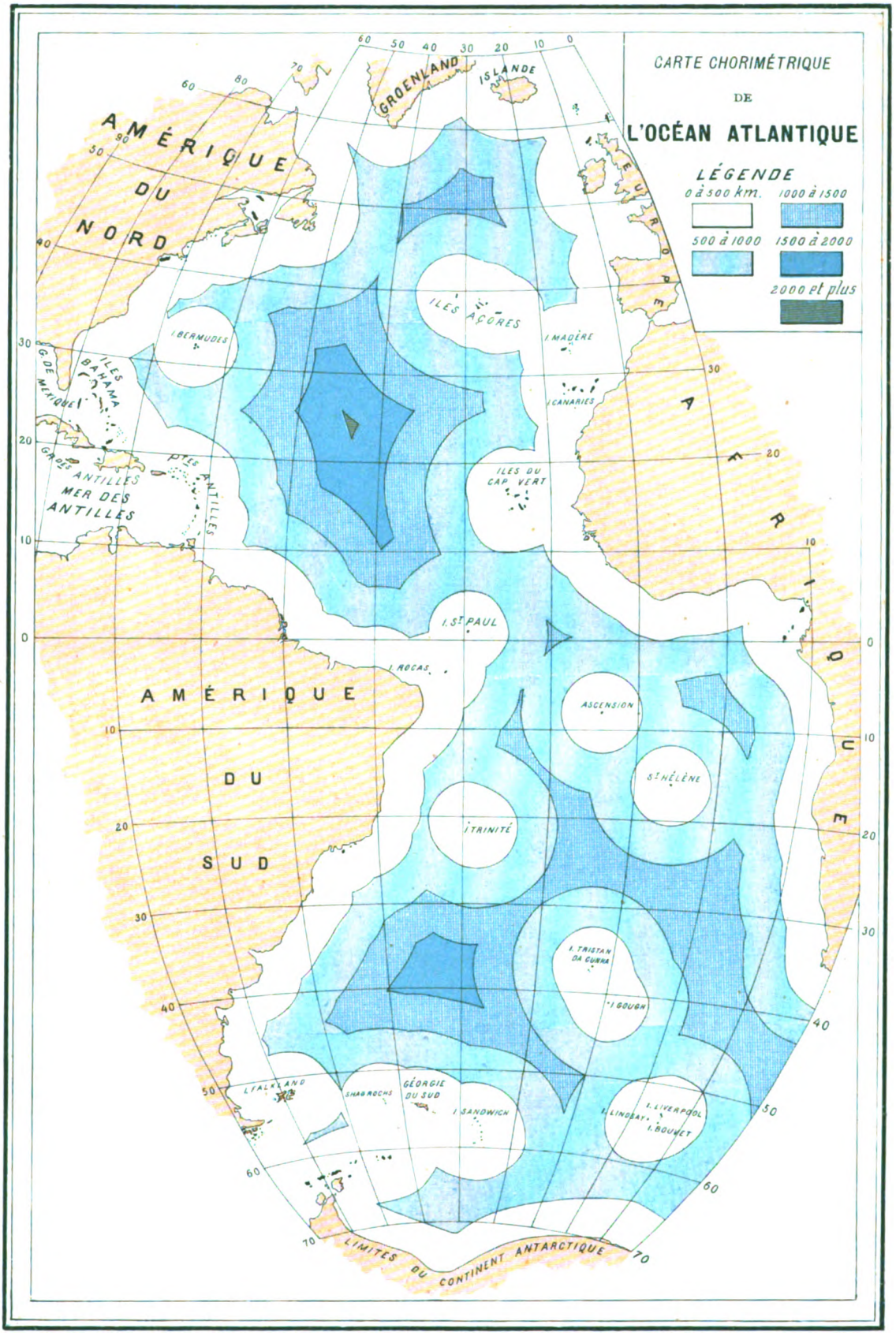
Nous nous faisons un plaisir d'exprimer notre reconnaissance à Messieurs les professeurs Penck et Renard, pour le vif intérêt qu'ils nous ont témoigné pendant son exécution.

Digitized by Google



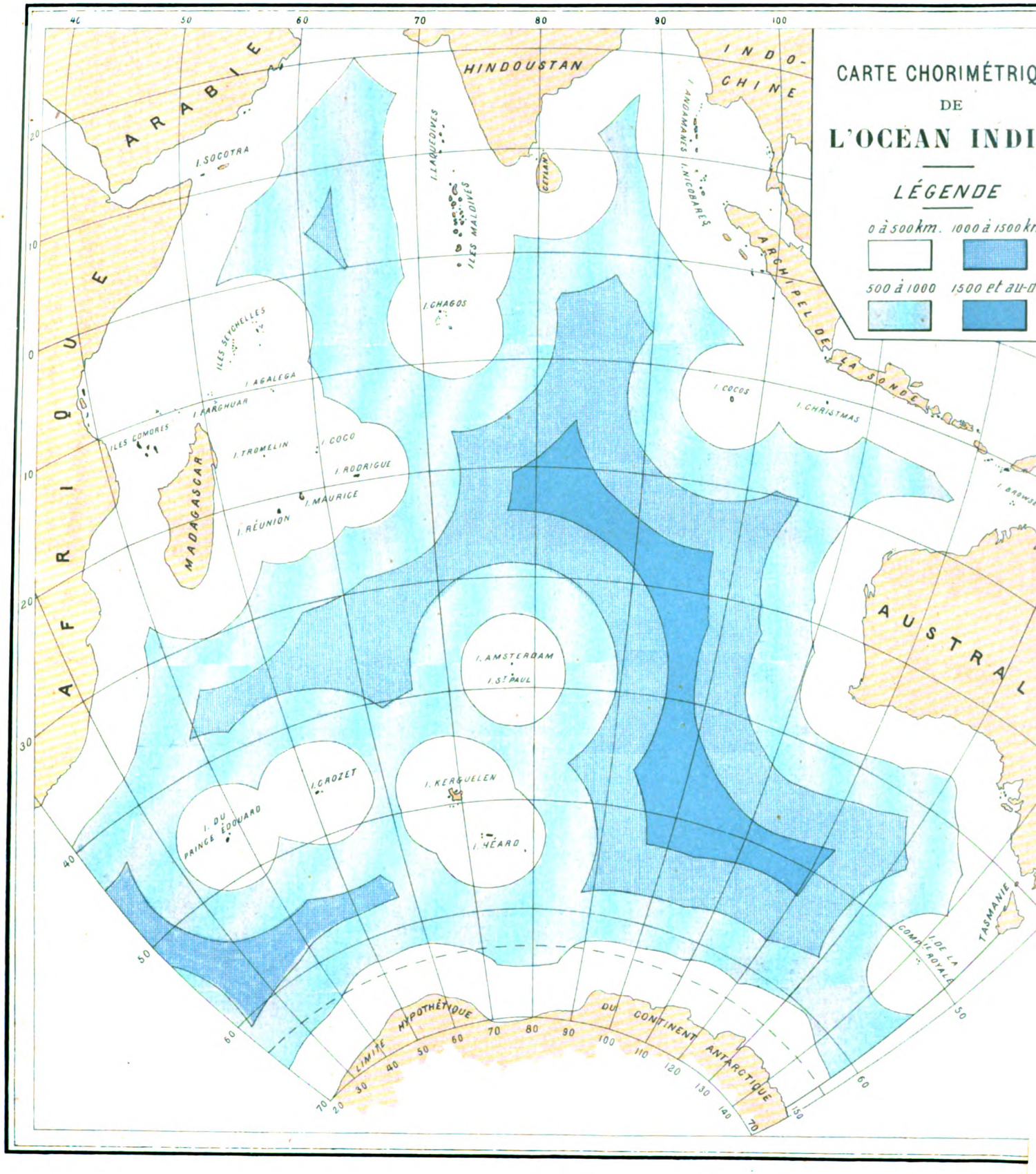
Digitized by Google

Digitized by Google



Digitized by Google

Digitized by Google



Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

RECHERCHES ANATOMIQUES ET PHYSIOLOGIQUES

SUR LE

TRADESCANTIA VIRGINICA L.

AU POINT DE VUE DE L'ORGANISATION GÉNÉRALE DES MONOCOTYLÉES
ET DU TYPE COMMÉLINÉES EN PARTICULIER

PAR

A. GRAVIS

PROFESSEUR A L'UNIVERSITÉ DE LIÉGE

(Mémoire présenté à la Classe des sciences, dans la séance du 9 octobre 1897.)

Digitized by Google

Digitized by Google

INTRODUCTION

I. — L'histoire de l'anatomie comparée des végétaux nous apprend que les progrès les plus importants ont été réalisés par des recherches faites sur les Monocotylées. Au lieu de s'attacher presque uniquement à l'étude des arbres dicotylés, à l'exemple de ses prédécesseurs et de ses contemporains, Moldenhawer (123), dès 1812, prit comme point de départ de ses travaux une Monocotylée à croissance rapide et à grandes cellules : le Maïs. C'est dans cette plante qu'il put constater que les fibres unies aux vaisseaux forment des faisceaux constituant des unités nettement définies au sein des autres tissus. Cette notion fondamentale, si heureusement mise en lumière, reléguait à l'arrière-plan les données incomplètes des anciens relativement à la moelle, au bois et à l'écorce; elle expliquait le développement d'une tige dicotylée par la structure et la position de faisceaux primitivement isolés, mais bientôt réunis par les couches concentriques du bois et du liber. Ainsi fut définitivement renversée la théorie erronée de l'accroissement du corps ligneux aux dépens des couches intérieures du liber.

S'engageant résolument dans la voie féconde ouverte par Moldenhawer, Mohl (124) reconnut que l'organisation essentielle des faisceaux est identique chez toutes les Phanérogames. Son admirable ouvrage, consacré à l'anatomie des Palmiers, marque l'une des dates les plus importantes de l'avancement de la science botanique.

M. Russow (143) soumit les cryptogames vasculaires à des recherches analogues et s'efforça de préciser les traits caractéristiques de leur organisation. Les beaux travaux de Nägeli (131) sur la classification génétique des tissus et le parcours des faisceaux, de M. Van Tieghem (188) sur la

Digitized by Google

structure primaire des racines, de de Bary (3) sur l'anatomie comparée, contribuèrent également à développer la connaissance de faits nombreux et précis qui furent enfin coordonnés et synthétisés d'une façon remarquable par M. C.-Eg. Bertrand (4), dans sa théorie du faisceau.

II. — Antérieurement à la découverte des faisceaux libéro-ligneux, les botanistes s'étaient préoccupés déjà de la caractéristique anatomique de la tige chez les Monocotylées et chez les Dicotylées. Ce problème, en effet, présente une importance d'autant plus considérable que ces deux classes constituent une division naturelle reconnue depuis longtemps et unanimement admise; on pourrait même ajouter la seule vraiment naturelle trouvée jusqu'ici dans le groupe des Phanérogames angiospermes. Malheureusement les anciens anatomistes considéraient la structure des arbres dicotylés comme l'expression la plus parfaite de l'organisation végétale. Partant de cette structure, ils ne purent comprendre celle des Monocotylées, d'autant plus que la structure primaire de la tige dicotylée elle-même était alors complètement méconnue. Il est permis de penser que bien des erreurs eussent été évitées si, dès le début, on s'était habitué à considérer des plantes plus simples, telles que les Monocotylées ou les Dicotylées herbacées.

Quoi qu'il en soit, à Daubenton et à Desfontaines (29) revient le mérite de la première tentative d'une comparaison anatomique entre le Chêne et le Dattier, pris comme types respectifs des deux classes. Leurs idées sur l'opposition complète de ces deux types furent immédiatement accueillies avec faveur : elles furent d'ailleurs vulgarisées par l'autorité de A.-P. de Candolle (11), qui crut pouvoir diviser les Phanérogames en Endogènes et Exogènes. La théorie de l'endogénie des Monocotylées n'était cependant édifiée que sur des observations très sommaires et sur une interprétation inexacte de la consistance du tronc des Palmiers. Aussi fut-elle l'objet de vives discussions entre Mirbel (115 à 120), Dutrochet (37, 38) et Gaudichaud (55, 56).

Dans son grand ouvrage consacré à l'anatomie des Palmiers, Mohl (124) fit une magistrale exposition de l'organisation de ces végétaux. Il démontra,

Digitized by Google

en outre, que les faisceaux d'une tige, chez les Dicotylées aussi bien que chez les Monocotylées, ne sont que le prolongement de ceux qui existent dans les feuilles. L'étude attentive du parcours des faisceaux et de leur composition histologique, aux divers points de leur trajet, le conduisit à une réfutation de la théorie de l'endogénie. Toutefois, les travaux de Meneghini (**113**), de Lestiboudois (**100**) et de Nägeli (**131**) eurent pour résultat de corriger ce que présentait de trop schématique le parcours des faisceaux décrit par Mohl.

Schleiden (**164**), à son tour, établit la distinction importante des faisceaux ouverts et des faisceaux fermés. L'existence d'un anneau d'accroissement et l'épaississement du tronc des Aloïnées soulevèrent de nouvelles controverses entre Unger (**185**), Karsten (**90**), Schacht (**161, 162**), Mohl (**127**), Nägeli (**131**), Schleiden (**164**), Sanio (**156**) et Millardet (**114**). L'histotaxie fit l'objet des nombreuses recherches que Duval-Jouve (**39** à **41**) entreprit dans diverses familles. M. Van Tieghem (**186**) s'occupa plus spécialement de l'anatomie des Aroïdées, des Typhacées et des Pandanées. M. Schwendener (**166**) découvrit les lois qui régissent la répartition des tissus de soutien. MM. Kny (**92**), Laux (**95**) et Möbius (**122**) firent connaître les caractères que présentent certains faisceaux, notamment dans les rhizomes. M. Mangin (**110**) décrivit les particularités résultant de l'origine et de l'insertion des racines adventives dans la tige. Dans bien d'autres travaux encore, les Monocotylées fournirent l'occasion d'observations intéressantes.

III. — Dès que l'organisation des Monocotylées fut connue dans ses grandes lignes, l'idée vint naturellement de rechercher les modifications dont cette organisation est susceptible.

En 1875 et 1876, M. Falkenberg (**50, 51**) soumit à l'analyse les familles les plus diverses : il conclut à l'existence de trois types caractérisés par le degré de différenciation du cylindre central et le parcours des faisceaux. Le premier comprend les plantes aquatiques, le deuxième les Palmiers et la plupart des Monocotylées, le troisième enfin ne renferme que

Digitized by Google

le *Tradescantia* ainsi que les parties aériennes de *Lilium, Tulipa* et de quelques autres genres.

Vers la même époque, Guillaud (69) a distingué six types basés principalement sur la composition histologique de la zone intermédiaire. Cet auteur s'est attaché presque uniquement à l'étude des rhizomes et a exclu de ses recherches les Monocotylées à accroissement illimité. Son quatrième type est constitué par le *Tradescantia virginica.*

De Bary, enfin, dans son célèbre traité d'anatomie comparée (3), admit, à côté du type Palmier, un type Commélinè et des Monocotylées anomales, telles que les espèces submergées et les Dioscorées.

IV. — Depuis lors, le type structural des Commélinées a été généralement opposé à celui des Palmiers, bien que les caractères distinctifs du premier fussent diversement appréciés par les auteurs. En reprenant l'étude du *Tradescantia virginica,* j'ai pensé concourir à la solution d'un problème qui se rattache à l'une des questions les plus importantes de l'anatomie végétale. Les progrès récents de la technique micrographique et des méthodes d'investigation permettent d'espérer de cette étude quelques résultats nouveaux.

On peut, en effet, appliquer à l'anatomie des Monocotylées les réflexions de Sachs (155) à propos de la théorie cellulaire : le développement des sciences inductives exige, dit-il, une période de temps plus ou moins longue durant laquelle on constate l'éclosion hâtive de théories générales fondées sur des observations incomplètes et erronées. Il est permis, semble-t-il, d'ajouter que toute conception synthétique réclame le concours de nombreux et patients travaux analytiques entrepris par des chercheurs qui, malgré leur zèle, ne peuvent, à un moment donné, qu'entrevoir une faible partie de la réalité. Ainsi s'explique le retour périodique de certaines questions générales dont la solution présente toujours un caractère plus ou moins provisoire.

Je me suis efforcé d'élucider la structure des organes végétatifs du *T. virginica* considérés dans toute leur étendue à l'état adulte, et à recon-

Digitized by Google

stituer l'histoire de leur développement. Pour cela, il a fallu comparer entre eux un grand nombre d'individus d'âge différent et de vigueur différente, de façon à éliminer certaines dispositions contingentes. D'ailleurs le *T. virginica* n'a pas été envisagé d'une façon exclusive : d'autres espèces de Commélinées ont fourni des matériaux choisis comme terme de comparaison en vue d'une vérification ou d'une généralisation jugée nécessaire dès maintenant. Toutefois, je me suis placé uniquement au point de vue de l'anatomie générale, c'est-à-dire au point de vue de ce qu'on pourrait appeler l'architecture de la plante. Il n'est donc pas question, pour le moment, de la recherche de caractères systématiques : je compte aborder ce genre d'études dans un travail ultérieur, consacré à la famille des Commélinées tout entière, peut-être même aux familles voisines.

V. — Partant de l'ovule, j'ai décrit la formation et la structure définitive du spermoderme, de l'albumen et de l'embryon dans la graine; puis l'hypocotyle et le cotylédon pendant la germination et le développement de la plantule; les catégories de faisceaux, leur nombre, leur parcours dans les tiges et les feuilles adultes, ainsi que dans les sommets végétatifs; l'histologie et l'histogenèse des tiges, des feuilles et des racines; la phyllotaxie, l'insertion des bourgeons et la production des racines adventives dans leurs rapports avec la structure dorsiventrale; enfin les inflorescences et leur mode de ramification. Cet ensemble m'a permis d'entreprendre une discussion complète du type Comméliné comparé à celui des autres Monocotylées.

Au cours de ces études essentiellement morphologiques, je n'ai pas cru devoir négliger diverses questions de physiologie anatomique. C'est ainsi que j'ai été amené à m'occuper du rôle du spermoderme; de la résistance des graines à la germination; de la végétation des plantules dans l'eau et de la courbure du cotylédon; du rôle de la lacune ligneuse; de la fonction aquifère du parenchyme interfasciculaire, de l'épiderme et de l'hypoderme; de l'effet utile du mucilage; de la turgescence des cellules; du mécanisme de l'ouverture et de la fermeture des stomates. Je ne me dissimule pas, cependant, combien mes observations et mes expériences dans cette direc-

Digitized by Google

tion offrent de lacunes : je ne pouvais prétendre élucider, dans un travail comme celui-ci, tous les points relatifs à la physiologie d'une plante.

Outre l'intérêt qui s'attache aux problèmes de l'anatomie comparée des Monocotylées, on jugera peut-être qu'il est utile de considérer parfois un même végétal à tous les points de vue que l'on envisage d'ordinaire isolément en scrutant des sujets spéciaux. On pourra, de cette façon, mieux saisir les rapports existant entre ces divers points de vue et les subordonner en quelque sorte comme les parties d'un même tout.

VI. — La rédaction de recherches touchant à des sujets si divers présentait de sérieuses difficultés. Pour surmonter ces difficultés dans la mesure du possible, les matières ont été groupées méthodiquement et chacune d'elles a été subdivisée en deux sections, la première contenant la description des faits observés, la seconde réunissant l'exposé historique et la discussion des résultats nouveaux comparés à ceux de mes devanciers. J'ai cru utile aussi de donner un « Résumé » assez complet à la fin de ce mémoire et de grouper sous le titre « Conclusions » les principaux résultats obtenus.

Parmi ceux-ci, il convient peut-être de signaler plus particulièrement ceux relatifs à la constitution du spermoderme et à la structure de l'hypocotyle; les phénomènes qui accompagnent la germination; les faits nouveaux concernant le parcours des faisceaux et la signification anatomique des diaphragmes nodaux; la présence de quatre histogènes dans le sommet végétatif de la tige, et l'existence de trois histogènes dans les feuilles naissantes; l'apparition éphémère d'une zone cambiale dans les faisceaux; la dorsiventralité des tiges; les observations sur l'accroissement intercalaire; les expériences sur la circulation de l'eau à travers les lacunes ligneuses; enfin le fonctionnement des tissus aquifères, des stomates et de leurs cellules annexes.

Digitized by Google

RECHERCHES ANATOMIQUES ET PHYSIOLOGIQUES

SUR LE

TRADESCANTIA VIRGINICA L.

AU POINT DE VUE DE L'ORGANISATION GÉNÉRALE DES MONOCOTYLÉES
ET DU TYPE COMMÉLINÉES EN PARTICULIER

CHAPITRE PREMIER.

LA GRAINE.

§ 1. — Les stades du développement de la graine.

Pour bien interpréter les diverses parties de la graine, il convient de considérer d'abord l'ovule et de suivre les transformations dont il est le siège. Nous considérerons donc les quatre stades suivants :

Stade I : *L'ovule dans la fleur épanouie.* L'ovule est orthotrope, son axe hilo-micropylien mesure environ $0^{mm},5$; deux téguments, nucelle épais, sac embryonnaire petit (fig. 1, coupe transversale d'un ovule ; fig. 2, coupe longitudinale suivant son petit diamètre).

Stade II : *L'ovule peu après la fécondation* (fig. 3, coupe orientée comme celle de la fig. 2). A quelque distance du micropyle, les téguments épaissis vers l'intérieur étranglent le nucelle et le sac embryonnaire. Cet étranglement circulaire limite une portion des téguments en forme de calotte au-dessus de l'embryon. On a donné à cette calotte, qui se détache pendant la germination, le nom d'opercule micropylaire ou d'embryotège.

Stade III : *État jeune de la graine* (fig. 4, coupe orientée comme celles des fig. 2 et 3). Le sac embryonnaire se dilate et refoule le nucelle.

Stade IV : *La graine mûre* (fig. 5, coupe orientée comme celles des fig. 2, 3 et 4). L'axe hilo-micropylien mesure à peu près 2 millimètres de longueur ; le nucelle résorbé n'est plus représenté que par la ligne pointillée de la figure 5 ; l'albumen (*Alb.*) est volumineux, l'embryon petit.

Décrivons, à ces divers stades, la structure du spermoderme, de l'albumen et de l'embryon.

Digitized by Google

§ 2. — Le spermoderme.

Il se compose de la primine, de la secondine et du nucelle.

I. — *La primine.*

Au stade I, la primine de l'ovule comprend quatre assises de cellules, savoir : un épiderme externe (*Ép. e. P.*), un épiderme interne (*Ép. i. P.*) et deux assises de tissu fondamental (*Tf. P.*) (fig. 6).

Au stade II, les cellules de l'Ép. i. P. seules ont conservé une grande vitalité : elles sont petites et à parois minces. Quelques-unes de ces cellules, de distance en distance, se sont cloisonnées tangentiellement en faisant hernie dans les méats qui se sont formés dans le Tf. P. (fig. 7). Toutes contiennent un protoplasme dense et un noyau relativement volumineux (fig. 8, cellules vues de profil; fig. 9, vues de face).

Au stade III (fig. 10), le noyau des cellules de l'Ép. i. P. se fragmente en 5 à 10 noyaux (fig. 12, cellules vues de profil; fig. 13, vues de face). En proliférant, comme il a été dit au stade précédent, l'Ép. i. P. a produit au sein du Tf. P. des cellules spéciales, tantôt isolées, tantôt en petits groupes; leur membrane sclérifiée est maintenant garnie de grosses bandes d'épaississement réticulées (fig. 11, fortement grossie).

Au stade IV (graine mûre), on retrouve encore l'Ép. e. P. et les deux couches du Tf. P. Ce sont de grandes cellules vides, à membrane mince, blanche, se colorant immédiatement en bleu par le chlorure de zinc iodé. Elles sont très friables et se brisent souvent lorsqu'on pratique des coupes; pour bien les observer, il faut recourir à l'inclusion dans la celloïdine (fig. 17) (*).

Les cellules réticulées et sclérifiées provenant de la prolifération de l'Ép. i. P., au contraire, se colorent en jaune par le chlorure de zinc iodé.

(*) Dans les figures 17, 18 et 19, la primine, la secondine et le nucelle se sont partiellement décollés sous l'effort du rasoir, ce qui les a rendus plus distincts.

Digitized by Google

L'Ép. i. P. s'est profondément modifié et est devenu très résistant. Vues de face, les cellules de cet épiderme interne sont polygonales et ont de 4 à 8 côtés; la figure 21 les montre vues par leur face externe; la figure 22, par leur face interne. Leur section est à peu près carrée ou rectangulaire dans les coupes longitudinales de la graine (fig. 18), comme aussi dans les coupes transversales de la graine (fig. 19) (*). Les cloisons appliquées contre la secondine sont épaisses et d'un brun foncé; les autres sont minces et d'un brun clair (fig. 20). Aux points où elles se rencontrent, les cloisons radiales forment des épaississements triangulaires de coloration brune, très marqués à la face externe (fig. 21).

La membrane des cellules de l'Ép. i. P. ne se colore pas par le chlorure de zinc iodé seul; elle demeure inaltérée dans l'acide sulfurique; elle ne prend aucune coloration par l'acide chlorhydrique et la phloroglucine; elle ne se colore pas par l'hématoxyline; l'eau de Javelle la blanchit; la potasse concentrée et bouillante la gonfle un peu; l'acide fluorhydrique produit le même effet. Après l'action très prolongée de l'eau de Javelle ou de la potasse concentrée, ou encore après l'action immédiate de l'acide fluorhydrique, le chlorure de zinc iodé donne tout de suite une coloration bleue. Ces colorations indiquent que la membrane des cellules de l'Ép. i. P. est formée par de la cellulose légèrement imprégnée de silice et d'une matière colorante brune.

La cavité des cellules de l'Ép. i. P. (fig. 20, 21 et 22) est presque entièrement remplie par un corps solide, qui peut facilement être extrait en dissociant au moyen de deux aiguilles des fragments de spermoderme après macération de Schutze, ou mieux après un séjour de quelques heures dans l'eau de Javelle. Ce corps solide se présente alors sous la forme d'une petite masse à facettes nombreuses. La face interne (qui était tournée vers l'intérieur de la graine) est une surface polygonale légèrement convexe, à 5, 6, 7, plus rarement 4 ou 8 côtés; son plus grand diamètre mesure généralement 30 μ (fig. 24). La face externe, beaucoup plus petite, est un polygone possédant

(*) Par coupe transversale de la graine (fig. 1 et 19), il faut entendre celle qui est perpendiculaire à l'axe hilo-micropylien, lequel est très court dans le *Tradescantia*. La coupe perpendiculaire au grand axe de la graine est en réalité une coupe longitudinale, comme toutes celles représentées par les figures 2 à 7, 10, 17 et 18.

Digitized by Google

le même nombre de côtés (fig. 23). Les faces latérales sont courbées en dedans et limitées par des arêtes très légèrement tronquées (fig. 25). Ce corps solide est creusé de petites cavités arrondies, vides maintenant, mais qui logeaient autrefois les noyaux provenant de la fragmentation du noyau primitif (*). Ces petites cavités, voisines des faces latérales, sont généralement en même nombre que ces faces; parfois cependant elles sont un peu plus nombreuses, et deux cavités correspondent à une face latérale plus étendue que les autres (fig. 22). Le corps solide dont il s'agit étant transparent, on peut apercevoir la face polygonale externe, les arêtes latérales tronquées et les cavités arrondies, lorsqu'on examine l'objet par sa face interne en modifiant la mise au point.

La substance qui constitue le contenu solide des cellules de l'Ép. i. P. possède les caractères suivants : elle est incolore, parfaitement transparente et extrêmement dure, à cassures anguleuses; elle ne gonfle pas dans l'eau, même bouillante; elle est insoluble dans la potasse à 10 % à froid; insoluble dans l'eau de Javelle et dans l'oxyde de cuivre ammoniacal; elle ne s'altère aucunement dans l'acide sulfurique concentré, ni par l'ébullition dans l'acide nitrique additionné de chlorate de potasse; l'iode, le chlorure de zinc iodé, l'hématoxyline, le carmin, la safranine, la fuchsine, la coralline, le violet dahlia, le vert de méthyle ne lui communiquent aucune coloration, même après l'action de la potasse à froid, de l'eau de Javelle ou de la macération de Schultze. L'acide chlorhydrique et la phloroglucine ne donnent pas de coloration; l'ébullition dans la potasse concentrée amène la dissolution complète (fig. 26); l'acide fluorhydrique détermine une dissolution instantanée, mais laisse dans les cellules un faible résidu colorable par l'hématoxyline, non colorable par le chlorure de zinc iodé. Ce résidu flotte dans la

(*) Il est intéressant du suivre la succession des états intermédiaires entre le stade III et le stade IV. Les noyaux multiples issus de fragmentation, comme il a été dit plus haut, se disposent en rosace autour d'une pelote protoplasmique granuleuse (fig. 14 et 15). Il y a un ou deux noyaux en face de chacune des faces latérales des cellules. A ce moment, les noyaux se colorent encore vivement par les matières colorantes. Bientôt après, ils se résorbent rapidement, ainsi que le protoplasme. Dans la figure 16, on voit ce qui reste des noyaux logé dans les cavités creusées dans le corps solide en face de chacune des faces latérales.

Digitized by Google

cellule et peut se déplacer (fig. 27). Par l'incinération sur une lame de platine, avec ou sans acide sulfurique, la substance étudiée résiste, mais présente intérieurement une légère teinte brune ou noire; enfin la substance est inactive sur la lumière polarisée.

Ces réactions montrent clairement que le contenu solide des cellules de l'Ép. i. P. consiste en une matière organique très peu abondante, imprégnée d'une forte quantité de silice gélatineuse qui lui donne une grande dureté et une résistance surprenante à tous les réactifs, sauf à la potasse concentrée bouillante et à l'acide fluorhydrique. C'est la matière organique qui demeure comme résidu après l'action de l'acide fluorhydrique et qui se carbonise lors de l'incinération. La solubilité complète du contenu cellulaire dans la potasse bouillante semble indiquer que la matière organique emprisonnée dans la silice est de nature azotée; c'est probablement le dernier reste du protoplasme et des noyaux des cellules (*).

II. — *La secondine.*

Au stade I, la secondine de l'ovule comprend seulement deux assises de cellules, soit deux épidermes sans tissu fondamental interposé (fig. 6, Ép. e. S. et Ép. i. S.). Vues de face, les cellules de l'Ép. e. S. sont déjà assez allongées et les cloisons latérales sont fortement ondulées (fig. 28). Les cellules de l'Ép. i. S. ne présentent pas cet aspect.

Au stade II, les cellules de la secondine se sont allongées et aplaties partout, excepté dans l'opercule micropylaire (fig. 7).

Au stade III, ces mêmes cellules, plus allongées encore, se reconnaissent plus difficilement (fig. 10).

(*) Toutes les réactions indiquées ci-dessus ont été répétées plusieurs fois, tant sur des coupes que sur des lambeaux d'Ép. i. P. isolés par l'eau de Javelle. Les lambeaux isolés sont préférables aux coupes, parce que, dans ces dernières, les cellules déchirées laissent souvent tomber leur contenu solide : on pourrait croire alors que ce contenu a été dissous par le réactif employé. On peut obtenir, en grande quantité et à l'état pur, le contenu siliceux de l'Ép. i. P. en grattant la surface de graines laissées durant vingt-quatre heures dans l'eau de Javelle, puis en traitant par une goutte d'acide sulfurique concentré les débris de primine ainsi détachés.

Digitized by Google

Dans la graine mûre (stade IV), la secondine constitue une enveloppe cartilagineuse, très résistante, d'une coloration brune très foncée. Les coupes longitudinales de la graine ne permettent pas de reconnaître sa structure (fig. 18, dans laquelle la lame cartilagineuse représentant la secondine s'est partiellement détachée de la primine, d'une part, et des débris du nucelle, d'autre part). Dans les coupes transversales, au contraire (celles perpendiculaires à l'axe si court de la graine), les deux assises de la secondine se retrouvent parfaitement (fig. 19). Les cellules de l'Ép. e. S. possèdent, sous une cuticule brune, une paroi jaune-brun fortement épaissie, avec de fines stries concentriques. Leur cavité cellulaire est très réduite et aplatie (fig. 19). Les cellules de l'Ép. i. S. alternent avec les précédentes, montrent une cavité rectangulaire et des parois modérément épaissies.

Examiné de face, un lambeau de secondine isolée de la graine mûre montre, à sa surface, des alvéoles polygonales qu'on prendrait facilement pour une assise cellulaire distincte. Ces alvéoles ne sont, en réalité, que les empreintes laissées par les cellules de l'Ép. i. P. contre lesquelles la secondine était fortement pressée. Un lambeau semblable, décoloré par un séjour prolongé dans l'eau de Javelle, permet de reconnaître la forme exacte des cellules. Celles de l'Ép. e. S. sont à contours très sinueux et allongées dans le sens de l'axe de la graine (fig. 29). Celles de l'Ép. i. S. sont beaucoup plus longues encore et à contours sans ondulations; leur noyau est reconnaissable (fig. 30) (*).

III. — *Le nucelle.*

Dans l'ovule, le nucelle est épais (fig. 2 et 6); ce n'est qu'à partir du stade III qu'il se laisse refouler par le sac embryonnaire (fig. 4). Dans la graine mûre, il est distendu et réduit à l'état d'une mince lame sans structure. Au-dessus du hile, cependant, les cellules du nucelle peu écrasées forment encore plusieurs couches facilement reconnaissables (fig. 5, où elles sont indiquées par des traits interrompus).

(*) Lorsque des morceaux de spermoderme de graines mûres ont séjourné dans l'eau de Javelle durant trois ou quatre jours, on peut, dans une goutte d'eau et au moyen de deux aiguilles, séparer très nettement trois feuillets : la secondine, l'Ép. i. P. et le reste de la primine. Toutes ces parties sont devenues transparentes.

Digitized by Google

HISTORIQUE.

A ma connaissance, les téguments séminaux des Commélinées n'ont fait, jusqu'ici, l'objet d'aucune recherche.

Pour comparer le spermoderme du *T. virginica* à celui des Monocotylées qui ont été étudiées à ce point de vue, il convient encore de partir de l'ovule. Chez la plupart des Monocotylées, l'ovule possède deux téguments : la primine se compose d'un épiderme externe, d'un tissu fondamental et d'un épiderme interne. Le Tf. comprend une ou plusieurs assises cellulaires; d'après **M. Brandza** (7), le Tf. pourrait manquer et les deux épidermes se trouveraient alors en contact (*) : tel serait le cas pour le *Juncus bulbosus* et l'*Anthurium Scherrezianum*. La secondine se compose ordinairement de deux assises cellulaires, c'est-à-dire de deux épidermes accolés; d'après M. Brandza, il n'y aurait qu'une seule assise dans le *Crocus sativus* et le *Gladiolus byzantinus*.

Lors de la transformation de l'ovule en graine, les téguments se diversifient : les cellules de l'Ép. e. P. sont toujours reconnaissables; celles de l'Ép. i. P. sont tantôt différenciées, tantôt au contraire elles ressemblent au Tf. C'est ce dernier cas qui a fait dire à M. Brandza (7, p. 15) que « l'absence de l'épiderme interne est très générale chez les Amaryllidées ». Quant aux cellules de la secondine, elles sont rarement bien visibles dans la graine mûre : ordinairement elles sont écrasées et constituent une mince lame cornée. Peut-être même peuvent elles disparaître entièrement dans certaines Liliacées, Amaryllidées et Aroïdées que M. Brandza range avec **M. Godfrin** (59) dans la catégorie des graines à un seul tégument.

A ce propos, il faut faire remarquer que le nombre des graines réduites à un seul tégument par la destruction de la secondine est probablement beaucoup moindre qu'on ne le pense. En 1872, **M. Le Monnier** (97, p. 243) écrivait : « Sauf le cas des Euphorbiacées, qui doit être complètement mis à part, je n'ai point rencontré de graines où la présence de la secondine

(*) On sait que certaines feuilles dépourvues de parenchyme, comme celle de l'*Elodea canadensis*, sont réduites, en dehors des nervures, à deux assises de cellules qui sont généralement considérées comme les deux épidermes en contact. M. H. Douliot (33) en a donné la preuve en décrivant le développement histologique de ces feuilles.

Digitized by Google

fût évidente à la maturité. » M. Godfrin (59, p. 107) admettait aussi que « dans les téguments séminaux à deux ou trois couches, c'est-à-dire dans la plupart des cas, la secondine et le nucelle ont complètement disparu ». Depuis lors, de nombreux exemples de secondine persistante ont été trouvés dans diverses familles, notamment par M. **Jumelle** (88) dans les Rosacées et les Rutacées, et par M. Brandza (7) dans les Juncées, les Iridées, dans certaines Aroïdées et Liliacées, ainsi que dans bon nombre de Dicotylées. Il est probable qu'une observation plus minutieuse, jointe aux progrès de la technique, permettra de retrouver les deux téguments dans la plupart des cas. Pour reconnaître la structure cellulaire d'une secondine réduite à l'état dit « de lame cornée », il sera nécessaire de pratiquer les coupes perpendiculairement à la direction de l'étirement des cellules. Le *T. virginica* en est une preuve : la secondine, qui paraît amorphe dans les coupes longitudinales de la graine (fig. 18), révèle d'une façon précise sa structure dans les coupes transversales (fig. 19). Il est à observer que la direction de l'étirement des cellules de la secondine n'est pas constante dans toutes les espèces. Ces considérations s'appliquent sans doute aussi à d'autres portions de spermoderme transformées en lame cornée et ordinairement décrites comme amorphes.

La seule méthode qui permette d'homologuer exactement les téguments de la graine à ceux de l'ovule consiste à suivre le développement histologique, comme M. **Guignard** (67) l'a fait avec tant de succès pour un grand nombre de graines dites exalbuminées. L'étude de la nervation de la graine, à laquelle M. Le Monnier (97) voulait se borner, n'est pas un guide suffisant, comme l'expérience l'a démontré. D'autre part, on sait, depuis assez longtemps déjà, que le testa, c'est-à-dire la partie dure du spermoderme, est d'origine variable : il correspond à l'Ép. e. P. ou à l'Ép. i. P. dont les cellules sont remplies par une substance dure, ou bien aux cellules sclérifiées du Tf.; parfois même aux éléments durcis de la secondine. Plusieurs de ces modifications peuvent d'ailleurs se présenter simultanément.

Les détails histologiques résultant de la différenciation des cellules des spermodermes sont si nombreux qu'ils peuvent fournir des caractères précis pour la diagnose, ainsi que pour la recherche des falsifications. De nombreux travaux ont été faits dans cette voie : il suffira de citer le précieux

Digitized by Google

livre de M. **Harz** (78). Malheureusement, dans les ouvrages de ce genre, les auteurs se sont bornés à désigner les diverses couches par des numéros, par des lettres ou par des noms tels que « assise protectrice, couche sclérifiée, couche colorée, couche gélifiable, lame cornée, cellules en U, cellules en palissades, etc. »

Il est vivement désirable qu'on renonce à ce genre de désignation qui ne permet pas d'homologuer les parties constitutives d'une graine à celles d'une autre. Au contraire, en prenant l'ovule comme point de départ, on trouve naturellement des termes comparables morphologiquement : primine et secondine qu'on peut subdiviser en épidermes et tissu fondamental. Des qualificatifs peuvent être ajoutés à ces noms pour indiquer la manière d'être de chacune de ces parties dans les cas spéciaux : Ép. e. P. cutinisé, ou sclérifié, ou coloré..., Tf. parenchymateux, ou sclérifié, ou écrasé, etc.... M. **Bertrand** a déjà fait usage de cette nomenclature rationnelle dans son *Traité de botanique* (5, p. 23).

Pour le *T. virginica,* l'application des idées qui viennent d'être énoncées a conduit à des résultats d'une grande précision. Le spermoderme de cette plante, tout en offrant des traits généraux communs à beaucoup de Monocotylées, se distingue principalement par la structure si bizarre de son Ép. i. P. : contenu cellulaire siliceux et production de cellules réticulées, sclérifiées, proéminant dans le Tf. P. Ces deux caractères sont, je pense, sans exemple en dehors de la famille des Commélinées.

Il convient encore de faire remarquer, à cette occasion, que l'Ép. i. P. chez les Monocotylées est assez souvent le siège de différenciations très spéciales, telles que épaississement des parois chez l'*Anthurium Scherrezerianum* d'après M. Brandza (7, pl. I, fig. 13); épaississement des parois et cristaux d'oxalate de chaux chez le *Tamus communis* d'après M. Bertrand (5, fig. 20); parois minces et cavité cellulaire remplie de grains solides anguleux dans le *Dioscorea sinuata* d'après mes observations. Des concrétions siliceuses n'ont été signalées jusqu'ici que dans certaines cellules spéciales des organes végétatifs de plusieurs Orchidées, Marantacées, Palmiers, Bambusées (141) et Podostémonées (16) : ces concrétions sont mamelonnées et non pas à facettes comme dans le *Tradescantia.*

Digitized by Google

§ 3. — L'albumen.

Le développement de l'albumen suit le cours habituel. Au stade III (fig. 4), on trouve une couche de cellules tapissant la paroi du sac embryonnaire considérablement dilaté. Ces cellules se divisent ensuite et remplissent entièrement la cavité du sac. A ce moment, les cellules de l'albumen sont limitées par des cloisons nettement reconnaissables, quoique très minces. Leur protoplasme contient un ou plusieurs noyaux. Ceux-ci sont fréquemment rapprochés et en voie de fusionnement, comme M. Strasburger l'a figuré pour le *Corydalis cava* (178, pl. III, fig. 61 à 63). L'apparition de l'amidon se fait un peu après.

Dans la graine mûre, l'albumen, très abondant, est dur et fragile. Sa surface est légèrement ruminée (coupe transversale fig. 42, coupe longitudinale fig. 43). Les rugosités de la surface de la graine ne proviennent pas, comme on pourrait le penser, des cellules réticulées et sclérifiées décrites à propos du spermoderme; elles proviennent des circonvolutions de la paroi du sac embryonnaire sur lesquelles tout le spermoderme est moulé.

L'albumen mûr se compose de deux sortes de cellules : les unes à contenu protéique, les autres à contenu amylacé (fig. 41 : les cellules à contenu protéique sont celles dans lesquelles le contenu est figuré).

Les cellules a contenu protéique se trouvent à la périphérie et forment une couche discontinue sous le spermoderme auquel elles adhèrent souvent après décortication de la graine (fig. 31, cellules *in situ* adhérentes à un fragment de spermoderme vu par sa face interne : on aperçoit en dessous d'elles les longues cellules de l'Ép. i. S.). Les cellules à contenu protéique sont arrondies ou polygonales, un peu aplaties et bombées vers l'intérieur de la graine; membrane cellulosique; contenu granuleux, azoté, noyau assez volumineux; toutes ces parties se colorent par l'hématoxyline alunée; diamètre $0^{mm},03$ à $0^{mm},06$ (fig. 32, cellules vues de face; fig. 33, cellules vues de profil dans une coupe transversale de la graine).

Les cellules a contenu amylacé forment la masse principale de l'albumen. Dans la glycérine, on ne peut distinguer que le protoplasme et l'amidon; la membrane cellulaire et le noyau restent invisibles. L'aspect de la coupe ne se modifie pas dans l'eau : ce liquide ne provoque d'ailleurs aucune gélification ni formation de mucilage. Il est nécessaire d'étudier successive-

Digitized by Google

ment toutes les parties de la cellule au moyen de réactifs appropriés.

Le *protoplasme,* très abondant, forme de nombreuses lames anastomosées enveloppant les enclaves amylacées (fig. 34, représentant une coupe de l'albumen dans l'eau). Le protoplasme manifeste, d'une façon intense, toutes les réactions caractéristiques par l'iode, le réactif de Millon, l'acide nitrique et la potasse, l'acide sulfurique et le sucre, le sulfate de cuivre et la potasse. Il se colore vivement par le carmin acétique, ainsi que par l'éosine. Il ne se dissout ni dans l'ammoniaque, ni dans l'acide acétique glacial. Il résiste à la potasse et à l'eau de Javelle, mais se présente alors sous l'aspect d'un réseau à mailles de diverses grandeurs (fig. 35). Le même aspect se produit lorsqu'une coupe est chauffée dans l'eau et provient de ce que l'amidon est devenu transparent.

Un *noyau* existe dans chaque cellule. Dans la graine sèche, il est ratatiné, à contours très irréguliers et comme comprimé par les grains d'amidon voisins. Il se colore fortement par le vert de méthyle acétique et par l'hématoxyline alunée, qui ne colorent pas le protoplasme. Ainsi coloré, il devient très apparent dans le baume de Canada qui éclaircit fortement la préparation (fig. 37). Lorsque les coupes ont été laissées pendant plusieurs jours dans l'eau et colorées ensuite, le noyau reprend l'aspect qu'il présentait peu de temps avant la maturité : il est alors vésiculeux, de grande taille et contient plusieurs nucléoles (fig. 38).

L'*amidon,* très abondant, forme des grains polyédriques de 4 à 5 μ de diamètre, rarement isolés, ordinairement groupés soit en petit nombre, soit plus souvent en nombre considérable constituant alors des grains composés, arrondis, dont le diamètre peut atteindre 35 μ (fig. 34, grains d'amidon au sein du protoplasme; fig. 40, grains d'amidon isolés). Lors de la transformation de cet amidon en empois, par la chaleur, par la potasse ou par l'eau de javelle, la coupe se dilate et gonfle énormément : le protoplasme apparaît comme un gigantesque réseau dont les mailles distendues, de grandeur très inégale, sont remplies d'empois (fig. 35). L'acide sulfurique dilué (*), l'alcool nitrique (**), l'eau salée chlorhydrique (***)

(*) Acide sulfurique, 2 vol., eau 1 vol.

(**) 2 vol. d'alcool à 35 °/₀, additionnés de 1 vol. d'acide nitrique.

(***) Eau salée à 10 °/₀, additionnée de quelques gouttes d'acide chlorhydrique.

Digitized by Google

permettent de détruire l'amidon sans déformer le protoplasme (fig. 36).

La *membrane cellulaire,* excessivement mince, n'est pas cellulosique : elle ne se colore pas par le chlorure de zinc iodé, ni par l'acide sulfurique et l'iode. Elle est d'ailleurs très difficile à apercevoir et visible seulement après destruction des grains d'amidon et éclaircissement du protoplasme. Ces deux circonstances ne sont guère réalisées que par l'emploi de l'hydrate de chloral et sous une chaleur modérée (fig. 39). Il suffit d'ajouter de l'eau à la préparation, ou un réactif quelconque, pour faire réapparaître fortement le protoplasme et même l'empois d'amidon devenus troubles, ce qui rend immédiatement les membranes cellulaires invisibles.

HISTORIQUE.

L'albumen des Commélinées n'a pas attiré l'attention des anatomistes. L'étude que j'en ai faite confirme cette règle, énoncée par **M. Godfrin** (**60**, p. 151) : « Les albumens amylacés ont toujours les membranes minces ». Dans le *T. virginica,* les membranes cellulaires de l'albumen sont si minces qu'il est très difficile de les apercevoir; d'ailleurs, elles ne sont pas consolidées par un dépôt de cellulose. Par contre, le protoplasme est très abondant et dense; le noyau, volumineux, est ratatiné.

A la périphérie de l'albumen, il y a une couche discontinue de cellules qui se distinguent par la nature de leur membrane (cellulosique) et de leur contenu (protéique). Ces cellules ressemblent complètement à celles qui forment une couche continue à la surface de l'albumen des Graminées, des Polygonées, de l'*Arum italicum,* des *Luzula,* etc. D'après **M. Guignard** (**67**), « une assise protéique » persiste dans une foule de graines, même de celles qui sont généralement considérées comme exalbuminées (Crucifères, Papilionacées, etc.). Les expériences de **M. Haberlandt** (**73**) et celles de **M. Grüss** (**66**) tendent à démontrer que cette assise joue un rôle particulier dans la digestion des réserves de la graine.

La surface de l'albumen du *Tradescantia* est légèrement ruminée : d'après **M. Voigt** (**201**), cette disposition est beaucoup plus marquée dans les graines de certains Palmiers, Myristicacées, Anonacées, etc.

Digitized by Google

§ 4. — L'embryon.

Dans la graine mûre, l'embryon est droit et antitrope : hypocotyle court et épais, recouvert par l'opercule micropylaire; cotylédon étranglé à sa base par une saillie interne et circulaire du spermoderme (fig. 43); suspenseur nul; fente cotylédonaire (*) petite et presque refermée. Isolé dans l'eau (fig. 44), l'embryon mesure $0^{mm},52$ de longueur et $0^{mm},45$ dans sa plus grande largeur.

Des coupes longitudinales bien orientées et des coupes transversales successives ont été obtenues au microtome après inclusion d'embryons dans la celloïdine ou dans la paraffine.

Coupes longitudinales. — Deux sont principalement à considérer :

I. — La coupe longitudinale suivant le plan de symétrie de l'embryon (passant par la fente cotylédonaire, par conséquent) montre les régions suivantes (fig. 45) :

1° L'*hypocotyle* (*Hp.*), contenant un cylindre central (avec une file axiale de cellules superposées), un parenchyme cortical et un épiderme;

2° La *région radiculaire* (*Rc.*), contenant le sommet végétatif de la racine principale. Ce sommet est formé de trois histogènes : celui du faisceau, celui du parenchyme cortical (une seule initiale marquée *i*) et celui de la coiffe. Celle-ci, sans rapport avec l'épiderme, est uniformément recouverte par l'épiderme;

3° La *région gemmulaire*, occupée par le sommet végétatif de la tige principale (*Tg.*) : méristème et dermatogène. La première feuille dirige déjà son sommet vers la fente cotylédonaire;

4° Le *cotylédon* avec la fente cotylédonaire.

II. — La coupe longitudinale perpendiculaire au plan de symétrie (fig. 46) montre la même structure « mutatis mutandis ». Il y a cependant

(*) Avec quelques auteurs, je crois préférable de nommer *fente cotylédonaire* ce qu'on désigne généralement par le terme *fente gemmulaire* : cette fente, en effet, appartient non à la gemmule, mais au cotylédon aussi bien que la *gaine cotylédonaire*, le *pétiole cotylédonaire*, etc.

Digitized by Google

ici deux initiales (marquées *i*) dans l'histogène du parenchyme cortical de la radicule.

Coupes transversales. — Un embryon isolé a fourni 48 coupes successives d'une épaisseur de 10 μ environ. Les coupes n^{os} 6, 15, 25 et 33 correspondent aux quatre régions déjà mentionnées :

1° L'*hypocotyle* (fig. 48) possède un cylindre central, un parenchyme cortical dont les éléments les plus profonds se cloisonnent en direction centripète, et un épiderme. Le cylindre central, limité par un péricycle, renferme une cellule axiale hexagonale autour de laquelle on peut distinguer six secteurs, savoir : trois secteurs larges (dont un médian postérieur et deux latéraux), contenant chacun un ilot générateur (L, M, L); trois secteurs étroits alternant avec les précédents;

2° La *région radiculaire* (fig. 47) contient : un faisceau, un parenchyme cortical centripète, une assise appartenant à la coiffe, le tout recouvert par l'épiderme. Le faisceau est constitué par une cellule axiale hexagonale entourée de six cellules, puis d'un péricycle;

3° La *région gemmulaire* (fig. 49) montre l'insertion circulaire du cotylédon, le méristème de la tige et de la première feuille. Deux faisceaux procambiaux se rendent dans le cotylédon;

4° Le *cotylédon* (fig. 50) possède, en effet, deux faisceaux procambiaux situés l'un à droite, l'autre à gauche du plan de symétrie.

HISTORIQUE.

Mirbel a figuré assez sommairement l'embryon extrait de la graine du *Tradescantia erecta* (*) (**117**, pl. I). Des dessins semblables se trouvent dans divers traités généraux de botanique.

De Jussieu (89), **Hanstein** (77), **Fleischer** (53), **Hegelmaier** (79), **Hofmeister** (83), **Clarke** (20) se sont occupés de l'embryon de quelques Commélinées ou d'autres familles voisines.

M. de Solms-Laubach (**173**) a fait une étude plus approfondie du

(*) Aujourd'hui *Tinantia fugax* Scheidw. var. *erecta*.

Digitized by Google

développement de l'embryon du *Tinantia erecta* (*) et de l'*Heterachtia pulchella*. Ces deux espèces diffèrent du *Tradescantia virginica* par l'existence d'une sorte de bouchon (Gewebszapfen) cylindrique qui pend de la voûte du cotylédon et remplit la cavité circonscrite par la feuille [1]. Une autre différence est que les sommets végétatifs des radicelles existent déjà dans l'embryon du *Tinantia* et dans celui de l'*Heterachtia*, tandis que ces sommets n'apparaissent que pendant la germination du *Tradescantia*. Quant à la racine principale embryonnaire, M. de Solms-Laubach lui accorde deux groupes d'initiales : un plérome cylindrique et une assise d'où sortiront le dermatogène et le périblème. Le tout est enveloppé de plusieurs couches cellulaires sans différenciation, qui, d'après l'auteur, seront traversées lors de la germination par la racine en voie d'allongement et qui, pour lui, représentent donc ce qui a été appelé « la gaine radiculaire » chez les Graminées.

M. C. **Flahault** (52, p. 33) admet également que l'extrémité radiculaire de l'embryon du *Commelina tuberosa* est caché sous une gaine homogène de parenchyme tout à fait comparable, dit-il, à la gaine radiculaire des Graminées.

MM. **Van Tieghem** et **Douliot** (195, p. 572) distinguent deux parties dans la masse de cellules qui recouvrent les initiales de l'écorce de la racine embryonnaire des Commélinées. Pour eux, la partie interne appartient à la racine, tandis que la partie externe seule constitue la gaine radiculaire. Celle-ci est ainsi réduite à trois assises dans les *Commelina* et à une seule assise dans le *Tinantia*.

Dans la dernière édition de son *Traité de botanique*, M. **Van Tieghem** (194, p. 781) dit que la racine terminale (= racine principale) des Graminées, des Commélinées, des *Canna* et de quelques Dicotylées est endogène, tandis que celle des autres plantes est exogène.

D'après nos observations sur le *Tradescantia virginica*, la gaine radiculaire, dans cette plante, est réduite à l'épiderme de l'embryon. Dans les figures 45 et 46, en effet, on voit l'épiderme du cotylédon et de l'hypoco-

(*) Même observation qu'à la page précédente.

Digitized by Google

tyle se continuer intégralement par-dessus l'extrémité radiculaire, de façon à couvrir la coiffe de la racine principale. De plus, au moment de la germination, l'épiderme est exfolié (fig. 67) et l'ensemble des cellules qui recouvrent les initiales du parenchyme cortical est poussé en avant par le développement de la racine principale : cet ensemble constitue réellement la coiffe de la racine embryonnaire et non pas une gaine radiculaire qui serait traversée par la racine à l'époque de la germination.

La comparaison de nos figures 45 et 46 avec celles représentant la racine principale embryonnaire de diverses Monocotylées étudiées par les auteurs, conduit encore aux remarques suivantes :

Dans l'embryon de *Tinantia* figuré par M. de Solms-Laubach (173, pl. IV, fig. 17) et surtout dans celui de *Commelina* représenté par M. Flahault (52, pl. 1, fig. 2), les initiales de la coiffe alternent avec celles du parenchyme cortical. Dans notre *Tradescantia* (fig. 45 et 46), au contraire, ces mêmes initiales sont presque superposées, ce qui semble indiquer qu'elles sont unies par un lien génétique. Dans le *Zephyranthes* (52, fig. 6) et dans le *Canna* (52, fig. 11), d'après M. Flahault, la disposition des initiales ressemble beaucoup à celle du *Tradescantia*. Le développement embryonnaire de l'*Alisma* et de l'*Allium* étudié par J. Hanstein (77, pl. VIII, fig. 15, et pl. XI, fig. 7) prouve d'ailleurs que les initiales de la coiffe et celles du parenchyme cortical dérivent réellement de cellules mères communes. Il n'est donc pas surprenant que ces initiales puissent conserver pendant quelque temps leur position primitive et rester superposées.

La série axiale de cellules superposées dans le cylindre central de l'hypocotyle du *Tradescantia* se retrouve dans divers embryons tels que *Tinantia* (173, fig. 17), *Commelina*, *Calla*, *Zephyranthes* (52, fig. 2, 4, 6), *Allium*, *Funkia* (77, pl. XI, fig. 5, et pl. XII, fig. 14), tandis qu'elle n'existe pas dans l'embryon de l'*Alisma* (77, pl. IX, fig. 19), si toutefois la coupe figurée était bien médiane.

Digitized by Google

CHAPITRE II.

L'HYPOCOTYLE ET LE COTYLÉDON.

§ 1. — Les stades du développement des plantules.

Pendant le cours du développement de l'appareil végétatif, depuis la germination jusqu'au début de la deuxième année, nous choisirons dix stades principaux :

Stade I (fig. 51^a et 51^b) : Début de la germination; l'opercule micropylaire est soulevé. L'embryon extrait de la graine mesure 1 millimètre de longueur; le cotylédon s'est allongé en un *pétiole* légèrement incliné et se termine en un *suçoir* arrondi appliqué contre l'albumen.

Stade II (fig. 52^a et 52^b) : L'embryon mesure 2 millimètres environ de longueur. Son pétiole cotylédonaire est coudé à angle droit.

Stade III (fig. 53) : La racine principale s'est allongée; sa base, renflée, porte quelques papilles; son sommet est protégé par une coiffe nettement reconnaissable.

Stade IV (fig. 54) : La portion du cotylédon sous la fente cotylédonaire (*) s'est élevée comme un cône au-dessus de la gemmule.

Stade V (fig. 55) : Le cotylédon montre distinctement trois régions : la *gaine cotylédonaire* entourant la gemmule et s'ouvrant en haut par la fente cotylédonaire élargie d'où émerge le sommet de la feuille [1]; le *pétiole cotylédonaire* cylindrique; le *suçoir cotylédonaire* hémisphérique qui reste emprisonné dans la graine. Trois radicelles apparaissent à la limite de l'hypocotyle et de la racine principale.

Stade VI (fig. 56) : La feuille [1] est sortie de la gaine cotylédonaire; les trois radicelles se sont allongées.

(*) Voir la note au bas de la page 21.

Digitized by Google

Stade VII (fig. 57) : Les deux premières feuilles se sont développées; le spermoderme, vide, s'est détaché; le cotylédon est réduit à sa gaine déchirée.

Stade VIII (fig. 58) : Le cotylédon est entièrement détruit; les cinq premières feuilles sont épanouies; plusieurs racines adventives vigoureuses sont nées au nœud cotylédonaire et au nœud [1] de la tige principale.

Stade IX (fig. 59) : Plantules à la fin de l'été de la première année : l'hypocotyle, la racine principale et les radicelles se retrouvent au milieu des fortes racines adventives. Les dernières traces du cotylédon ont disparu. La tige principale mesure de 8 à 15 centimètres de longueur et se termine par une inflorescence; elle porte de 5 à 8 feuilles, les deux dernières feuilles étant rapprochées l'une de l'autre sous l'inflorescence. Le bourgeon axillaire du nœud [1] s'est développé en une pousse garnie déjà de plusieurs longues feuilles; le nœud cotylédonaire ne porte pas de bourgeon; les autres nœuds produisent des bourgeons latents. Exceptionnellement, le bourgeon axillaire du nœud [3] se développe en une tige feuillée et florifère dès la première saison.

Stade X (fig. 60) : Pendant le premier hiver, la tige principale qui a fructifié meurt et se détruit presque entièrement. La pousse axillaire du nœud [1] constitue la tige de remplacement. L'hypocotyle et la racine principale disparaissent après la première ou la deuxième année de végétation.

Dans nos régions, les plantules vigoureuses fleurissent seules la première année; dans les autres plantules néanmoins, la tige principale meurt en hiver et fait place à la tige de remplacement, comme il vient d'être dit.

Il est à remarquer que la longueur de l'hypocotyle est extrêmement variable. Lorsque les graines germent à la surface d'un sol bien éclairé, l'entrenœud hypocotylé demeure très court et n'est pour ainsi dire pas visible extérieurement (fig. 55, 56 et 57). Lorsque, au contraire, les graines sont plus ou moins profondément enterrées, l'entrenœud hypocotylé s'allonge toujours de façon à arriver à la surface du sol. Dans les conditions normales d'éclairage, l'hypocotyle ne sort pas du sol; l'entrenœud [1] de la tige principale étant toujours très court et presque nul, la pousse de remplacement, qui se produit au nœud [1], s'enracine facilement au début de la deuxième année.

Digitized by Google

Dans le cas d'un éclairage trop faible, l'hypocotyle sort de terre et devient partiellement aérien. Dans une armoire obscure, l'hypocotyle s'allonge énormément dans l'air et peut atteindre 60 millimètres de longueur, bien que la graine soit simplement posée à la surface de la terre (fig. 63). Nous verrons plus loin, au § 4 de ce chapitre, que dans certaines conditions expérimentales l'hypocotyle peut s'allonger bien davantage encore.

L'observation a montré que le développement histologique n'est pas lié au degré d'allongement de l'hypocotyle, mais à l'apparition de membres nouveaux, tels que les feuilles et les radicelles. Les plantules représentées par les figures 61, 62 et 63 sont arrivées au même stade de développement que celle de la figure 55 (stade V) : leur structure est sensiblement la même, bien que leur hypocotyle soit très inégalement allongé. Toutefois les hypocotyles les plus longs présentent, dans certains de leurs tissus, des déchirures qui doivent les faire exclure pour l'étude de la structure normale.

79 plantules ont été étudiées au moyen de coupes successives microtomiques transversales ou longitudinales après inclusion. Pour chacun des dix stades indiqués ci-dessus, la structure a été observée dans plusieurs individus de façon à éliminer les particularités individuelles résultant de causes accidentelles. Ces précautions étaient nécessaires pour reconstituer le plan général de l'organisation des plantules parce que, dans l'état de nos connaissances, ce plan d'organisation ne pouvait se déduire de l'examen de quelques coupes d'un individu quelconque.

Nous ne nous occuperons, dans ce chapitre, que de l'hypocotyle et du cotylédon; la tige principale, les premières feuilles, la racine principale et les radicelles seront décrites en même temps que les parties correspondantes de la plante adulte, afin d'éviter les redites et de faciliter la comparaison des membres.

Digitized by Google

§ 2. — L'hypocotyle.

L'hypocotyle comprend trois régions : *l'entrenœud,* plus ou moins long selon les circonstances, *la base* au contact de la racine principale et des trois premières radicelles, *le sommet* ou nœud d'insertion du cotylédon.

I. — *Entrenœud de l'hypocotyle.*

La structure de cet entrenœud ayant été reconnue la même dans toute sa longueur, il suffira de faire connaître le développement histologique à un seul niveau, vers le milieu de l'hypocotyle, en choisissant des plantules courtes.

Au stade III de la germination (fig. 90), on trouve un cylindre central (*) en voie de différenciation : deux pôles ligneux marqués chacun par une trachée; trois pôles libériens indiqués chacun par une ou deux cellules grillagées; des cloisonnements tangentiels dans les trois régions comprises entre le centre de la coupe et les pôles libériens; un péricycle. Autour du cylindre central, un parenchyme avec endoderme et épiderme. Le plan de symétrie de la plantule passe entre les deux pôles ligneux et par l'un des pôles libériens; ce dernier est postérieur (**).

Au stade IV (fig. 91), chaque pôle ligneux possède deux trachées apparues en ordre centripète; les cloisonnements tangentiels, plus nombreux, dessinent trois arcs de cambium.

Au stade V (fig. 92), les pôles ligneux centripètes comprennent trois trachées; trois autres pôles ligneux centrifuges (L, M, L) existent maintenant en face des trois pôles libériens. Les flèches indiquent dans quel sens se fait la différenciation ligneuse.

(*) J'emploie le terme « cylindre central » parce que ce massif central n'est pas un « faisceau », mais résulte de la réunion de plusieurs faisceaux, comme il sera bientôt établi.

(**) Le cotylédon étant antérieur, c'est-à-dire en avant de l'observateur supposé au centre de l'hypocotyle. Les organes antérieurs seront donc toujours vers le haut de la planche; les organes postérieurs, vers le bas.

Digitized by Google

Dès le stade VI (fig. 93), le cylindre central complètement différencié se compose de : deux pôles ligneux centripètes, l'un à droite, l'autre à gauche du plan de symétrie; trois faisceaux libéro-ligneux, dont un médian postérieur et deux latéraux (L, M, L). Chacun de ces trois faisceaux se compose d'un massif ligneux à développement centrifuge, d'une zone cambiale et d'un massif libérien. Une cellule non différenciée occupe le centre de la coupe, d'autres sont situées entre les faisceaux, d'autres encore forment le péricycle. Toutes ces cellules non différenciées possèdent une membrane mince, du protoplasme et un noyau; elles représentent le tissu fondamental du cylindre central. L'endoderme est muni de plissements sur les cloisons radiales, comme on peut le vérifier sur une coupe longitudinale tangentielle (fig. 97). Les cellules de cet endoderme conservent longtemps un noyau et une utricule protoplasmique qui se plasmolyse par l'action de l'alcool, mais qui reste fixée aux plissements des cloisons radiales (fig. 98). Le parenchyme externe comprend de cinq à sept assises de cellules amylifères. L'épiderme est sans stomates.

Cette structure est définitive : on la retrouve dans les plantules plus âgées, mais elle est ordinairement rendue plus ou moins méconnaissable par suite de l'allongement de l'hypocotyle. Ainsi dans une plantule telle que celle de la figure 61, on n'observe pas les trachées polaires des faisceaux L, M, L et l'on ne retrouve que des débris de trachées à l'un des pôles centripètes (fig. 94). Cet aspect est celui qui s'observe le plus souvent. Dans une plantule à hypocotyle plus long encore (fig. 62), toute la région centrale est déchirée dans toute la longueur de l'hypocotyle (fig. 95). Enfin, un hypocotyle exceptionnellement vigoureux (fig. 68) nous montre trois faisceaux libéro-ligneux L, M, L sans trachée polaire reconnaissable, deux lacunes avec débris de trachées à la place des pôles centripètes, un véritable tissu fondamental méatique au centre et entre les faisceaux (fig. 96).

Le développement histologique de l'hypocotyle et sa structure définitive, lorsqu'elle n'est pas défigurée par un allongement trop considérable, démontrent donc que le cylindre central résulte du rapprochement de trois faisceaux unipolaires à développement ligneux centrifuge (L, M, L) et de deux pôles ligneux centripètes, le tout entremêlé de quelques cellules

Digitized by Google

non différenciées représentant un tissu fondamental. Il arrive même, lorsque le cylindre central est un peu plus large que d'habitude, qu'il existe des méats entre les cellules du tissu fondamental, comme dans la figure 96.

Des coupes longitudinales faites dans le plan perpendiculaire au plan de symétrie des plantules permettent de retrouver les trachées polaires. Au stade III (fig. 80, dessin d'ensemble; fig. 84, trachées grossies davantage), on voit, à chacun des pôles centripètes, une trachée qui s'étend de la base au sommet de l'hypocotyle. Cette trachée mesure $0^{mm},15$ de longueur; ses anneaux d'épaississement se touchent les uns les autres. Les deux trachées de l'hypocotyle sont en contact en bas avec deux des pôles de la racine (Rc.) et en haut avec les faisceaux cotylédonaires (Cot.).

Un peu plus tard (fig. 85), une trachée semblable mesure $0^{mm},37$ et ses anneaux d'épaississement commencent à se séparer les uns des autres.

A mesure que l'hypocotyle s'allonge, les trachées polaires s'étirent de plus en plus. Dans un hypocotyle modérément allongé, les trachées polaires mesurant 6 millimètres de longueur, les anneaux d'épaississement se trouvent écartés les uns des autres par un intervalle de $0^{mm},12$ à $0^{mm},15$ (fig. 86). On conçoit que des trachées ainsi étirées ne puissent que bien difficilement s'observer sur des coupes transversales minces, puisque le microtome pratique de onze à quatorze coupes dans l'intervalle des anneaux !

Lorsque l'hypocotyle s'allonge au point d'atteindre une longueur de 30 à 60 millimètres, les trachées polaires, déchirées, ne peuvent plus se présenter que de loin en loin, sous la forme de débris à peine reconnaissables, même dans les coupes longitudinales (*).

(*) Dans les figures 79 et 80, toutes les trachées différenciées de la plantule sont exactement représentées. Dans les figures 81, 82 et 83, les trachées ne sont représentées que dans le cotylédon et les feuilles.

Digitized by Google

II. — *Base de l'hypocotyle.*

Dans les plantules, l'hypocotyle est nettement limité à sa base : son épiderme lisse est brusquement remplacé par l'assise pilifère de la racine principale ; cette dernière est assez fortement renflée à cet endroit. Une coupe longitudinale radiale, à la base d'un hypocotyle, montre bien l'origine endogène de l'assise pilifère sous l'épiderme exfolié de l'hypocotyle (fig. 99).

Au stade III, la structure de la racine principale est complètement différenciée : elle consiste en un faisceau à trois pôles ligneux et à trois pôles libériens. L'un des pôles ligneux est antérieur, les deux autres sont latéro-postérieurs. A ce même stade III (fig. 53), la trachée polaire antérieure de la racine s'arrête précisément au niveau du contact de l'assise pilifère avec l'épiderme : elle s'y termine en pointe libre. Les deux trachées polaires latérales de la racine, au contraire, font suite aux deux trachées polaires du bois centripète de l'hypocotyle. C'est ce que montrent très bien les coupes transversales successives et aussi une coupe longitudinale épaisse pratiquée dans le plan perpendiculaire au plan de symétrie d'une plantule (fig. 84 et 85).

A partir du stade V (fig. 55), les trois faisceaux L, M, L différenciés alternent avec les pôles centripètes et sont en contact avec eux ; en d'autres termes, tous les éléments ligneux se touchent comme dans la figure 93.

Après la naissance de trois radicelles en face des trois pôles ligneux de la racine, les trachées deviennent plus nombreuses et plus serrées à la base de l'hypocotyle. Ainsi s'établit une union intime entre les tissus conducteurs de la racine principale et des radicelles, et ceux de l'hypocotyle (fig. 112).

III. — *Sommet de l'hypocotyle.*

Dans les plantules jeunes, on constate facilement que les trachées des deux pôles ligneux centripètes s'arrêtent au sommet de l'hypocotyle, au niveau où apparaissent deux faisceaux unipolaires destinés à sortir dans les

Digitized by Google

cotylédons. Ces faisceaux cotylédonaires sont situés l'un à droite, l'autre à gauche du plan de symétrie de la plantule, entre le faisceau M et les faisceaux L. Dès leur origine, les faisceaux cotylédonaires sont en contact avec les pôles ligneux centripètes de l'hypocotyle.

Chacun des faisceaux cotylédonaires se compose : 1° d'un petit massif ligneux à développement centrifuge dont les trachées touchent celles des pôles centripètes; 2° d'un petit massif libérien formé par la réunion de deux branches détachées du liber des faisceaux M et L voisins (fig. 114).

Sitôt constitués, les faisceaux cotylédonaires se dirigent obliquement dans le cotylédon.

Dans les plantules plus âgées (stade VIII), lorsque le cotylédon est détruit et que de grosses racines adventives se sont développées au nœud cotylédonaire, les faisceaux qui se rendaient au cotylédon se retrouvent difficilement au milieu des masses ligneuses qui servent d'insertion aux racines adventives. Quant aux faisceaux L, M, L, ils traversent le nœud cotylédonaire pour se rendre dans la feuille [1]. Dans l'aisselle du cotylédon, il ne se produit pas de bourgeon axillaire.

HISTORIQUE.

Le travail le plus étendu sur la structure des hypocotyles est celui de M. **Gérard** (57). L'interprétation que cet auteur a donnée de cette structure a été admise par plusieurs anatomistes, notamment par M. **Van Tieghem** (194, p. 780, et 193). Elle consiste principalement à supposer que les massifs ligneux, en passant de la racine à la tige, se tordent de 180°. Cette torsion expliquerait comment le développement du bois, qui est centripète dans la racine, est centrifuge dans la tige.

Malheureusement, les termes « passage » et « torsion » ne sont que des expressions figurées. En réalité, les éléments ligneux de la racine ne pénètrent pas dans la tige et ne se tordent pas. Ils se terminent vers le haut, comme les éléments ligneux de la tige se terminent vers le bas; de plus, il y a contact entre les premiers et les seconds sur une étendue variable. C'est cette *substitution* et ce *contact* qui a donné l'illusion d'un *passage* et d'une *torsion*.

Digitized by Google

Dans un travail sur l'anatomie de l'*Urtica dioïca* (65, p. 116), j'ai montré que « les états transitoires entre les structures types de la racine et de la tige » décrits par M. Gérard ne sont que la conséquence de la mise en rapport de ces deux organes, c'est-à-dire de leur contact, de leurs adhérences intimes. C'est d'ailleurs dans cet ordre d'idées que l'hypocotyle a été compris par **Nägeli** (131) et par M. **Bertrand** (5), qu'il a été décrit dans plusieurs familles de Dicotylées par MM. **Dodel** (32), **Vuillemin** (205) et **Lignier** (103).

Plus récemment, M. **Dangeard** (24) a formulé des critiques fondées à l'adresse de la théorie du passage et de la torsion. Ce botaniste distingue d'abord dans la tigelle (= hypocotyle) trois parties : la racine, les faisceaux cotylédonaires et les faisceaux foliaires. Puis, cherchant comment se fait le « raccord » des tissus conducteurs, il constate que les faisceaux cotylédonaires « descendent verticalement et viennent *s'unir* plus ou moins bas à la partie interne du faisceau correspondant de la racine : il en résulte une disposition en forme de T ou de V... », mais cette forme n'implique nullement une torsion de 180° (*).

Ces généralités nous permettent de mieux saisir l'organisation du *Tradescantia*. Il y a lieu de distinguer, dans l'hypocotyle de cette plante, un double contact ligneux :

1° Le contact des trachées des deux faisceaux cotylédonaires avec celles de deux des pôles centripètes de la racine; ce contact s'établit de bonne heure et dans le haut de l'hypocotyle, c'est-à-dire dans le nœud cotylédonaire même (fig. 114);

2° Le contact des trachées des trois faisceaux de la feuille ^{1} (faisceaux L, M, L) avec celles des trois pôles centripètes de la racine; ce contact s'établit plus tard et dans le bas de l'hypocotyle (fig. 112).

Quant au liber, celui des faisceaux cotylédonaires se rattache, dans le nœud cotylédonaire, au liber des faisceaux M et L voisins; le liber des faisceaux de la feuille ^{1} se continue directement par celui de la racine.

(*) Je ne puis ici pousser plus avant l'examen du travail de M. Dangeard, consacré uniquement aux plantules dicotylées.

Digitized by Google

L'organisation de l'hypocotyle se modifie avec l'âge et révèle l'existence de deux phases physiologiques principales. Dès le début de la germination, les tissus conducteurs se raccordent de façon à assurer le transport dans le cotylédon de l'eau absorbée par la racine, ainsi que le transport des substances plastiques du cotylédon vers la racine qui croit. Plus tard, les tissus conducteurs de la première feuille se raccordent à leur tour avec ceux de la racine principale et des radicelles. A ces modifications normales, il faut ajouter celles qui proviennent de l'allongement exagéré de l'entrenœud hypocotylé, dont les coupes sont alors plus ou moins défigurées par suite de l'étirement et même de la destruction des trachées initiales.

Il faut tenir compte de ces changements et des difficultés qui en résultent pour l'étude des plantules. Ces remarques montrent bien l'importance qu'il y a à observer les stades les plus jeunes de la germination, puisque des éléments caractéristiques comme les trachées polaires, facilement reconnaissables dans ces stades très jeunes, peuvent disparaître dans la suite. Elles doivent inspirer la plus grande circonspection dans l'étude des régions qui, comme les hypocotyles de la plupart des plantes, sont le siège d'un accroissement intercalaire considérable. Aussi ne peut-on se défendre de certains doutes en présence des travaux des auteurs qui se sont bornés à quelques coupes, faites à la main, dans des plantules relativement âgées. Pour éviter les causes d'erreur, il faudra donc rechercher des stades suffisamment jeunes et les comparer à des plantules plus âgées. Il faudra aussi choisir de préférence les individus à entrenœud hypocotylé court. Je ne puis donc partager l'opinion de M. Gérard, qui pense que la plantule « est ordinairement en état convenable lorsqu'elle a développé deux à trois feuilles au-dessus des cotylédons » (57, p. 402).

Dans la famille des Commélinées, une seule espèce, le *Commelina tuberosa*, a fait l'objet des recherches de M. Gérard. La description que cet anatomiste en donne (57, p. 407) ne pouvant que difficilement être comparée à celle qui a été faite ci-dessus pour le *Tradescantia virginica*, j'ai cru devoir reprendre l'étude du *Commelina*. En voici le résultat.

La racine principale du *Commelina tuberosa* renferme un faisceau quadripolaire : des quatre pôles ligneux centripètes, l'antérieur et le postérieur

Digitized by Google

s'arrêtent à la base de l'hypocotyle, les deux latéraux remontent jusqu'au nœud cotylédonaire (*). L'hypocotyle contient, en outre, dans toute sa longueur quatre faisceaux destinés à la feuille ^{1} : ce sont des faisceaux unipolaires disposés en carré et séparés par du tissu fondamental. Au niveau de l'insertion du cotylédon, enfin, on constate deux faisceaux cotylédonaires.

Le premier contact s'établit de bonne heure, en haut de l'hypocotyle, entre les deux faisceaux cotylédonaires et les deux pôles ligneux centripètes. Le deuxième contact s'opère un peu plus tard, à la base de l'hypocotyle, entre les quatre faisceaux unipolaires de la feuille ^{1} et le faisceau quadripolaire de la racine. Il y a quatre radicelles.

Les *Commelina communis*, *C. clandestina*, *Heterachtia pulchella* et *Tinantia fugax* possèdent la même organisation. La seule différence entre ces hypocotyles et celui du *Tradescantia virginica* consiste en ce qu'ils sont construits sur le type 4 au lieu du type 3. Mais dans aucun d'eux, il ne peut être question du passage des trachées de la racine dans la tige, ni de torsion de 180°.

L'hypocotyle semble présenter, dans les Commélinées, une allure très spéciale et très constante, malgré les différences notables de vigueur des plantules et le nombre variable des faisceaux. Ce résultat est certainement plus encourageant que celui formulé par M. Gérard en ces termes : « Il n'y a aucun caractère de famille à tirer de l'étude du collet, il y a seulement une certaine constance dans l'espèce » (57, p. 426).

Il me reste à rappeler quelques particularités histologiques et biologiques intéressantes de l'hypocotyle du *T. virginica*.

Le pôle ligneux centripète antérieur de la racine principale ne pénètre pas dans l'hypocotyle : Il se termine en pointe libre à la base de ce membre

(*) Ces deux pôles ligneux latéraux de l'hypocotyle sont formés chacun de deux à quatre trachées étroites à développement centripète. Dans les plantules dont la première feuille est déjà développée, elles sont ordinairement étirées et plus ou moins méconnaissables, comme dans le *Tradescantia* d'ailleurs. C'est ce qui explique qu'elles ont passé inaperçues jusqu'ici.

Digitized by Google

(fig. 84 et 85); plus tard l'insertion d'une radicelle sur la pointe libre masque en partie cette disposition. Dans les Commélinées à quatre pôles ligneux, le pôle postérieur se comporte de même.

M. Lignier a décrit un fait semblable dans le *Gustavia Leopoldi* (**107**, pp. 399 à 402) : « Une partie, dit-il, des nombreux pôles ligneux de la racine principale se termine supérieurement *en pointe libre* et sans s'insérer sur les faisceaux cotylédonaires. C'est là une nouvelle preuve à l'appui de l'opinion d'après laquelle la racine principale ne serait pas la continuation inférieure de l'axe hypocotylé, mais bien une racine *insérée dans* l'extrémité inférieure de cet axe » (*).

Lors de la différenciation des faisceaux unipolaires L, M, L, les pôles libériens se caractérisent avant les pôles ligneux correspondants. Ainsi dès le stade III (fig. 90), une cellule grillagée marque le pôle libérien de chacun de ces trois faisceaux, tandis qu'une trachée apparaît à leur pôle ligneux vers le stade V seulement (fig. 92). Des faits semblables sont connus dans les tiges et les racines de plantes les plus diverses. Il suffira de citer à titre d'exemples les observations d'histogenèse faites par **Sanio** dans le *Peperomia* (**157**, pl. VII et VIII), par M. **Lignier** dans le *Melaleuca* (**103**, p. 387), par M. **Nihoul** dans le *Ranunculus* (**133**), par M. **Lesage** dans diverses racines (**99**), par M. **Dangeard** dans diverses tiges (**24**, p. 117), etc... On a souvent l'habitude de décrire le bois avant le liber, mais cela n'implique pas que le premier de ces tissus se différencie avant le second.

Une chose beaucoup plus remarquable est certainement la zone cambiale que renferme chacun des faisceaux foliaires L, M, L. Cette zone génératrice est aussi nette et aussi reconnaissable que celle qu'on peut observer dans

(*) Dans les plantules des Commélinées, dans celles du *Gustavia Leopoldi* et probablement d'un certain nombre d'autres plantes, les massifs ligneux centripètes se terminent les uns *contre les faisceaux cotylédonaires*, les autres *en pointe libre tournée vers le haut*. Il est évidemment impossible d'appliquer à ces derniers la théorie du passage et de la torsion. Cette simple remarque devrait déjà faire rejeter complètement la théorie dont il s'agit, puisque tous les massifs ligneux centripètes d'une racine sont bien certainement de même nature.

Digitized by Google

les faisceaux des plantules dicotylées jeunes, par exemple de l'*Urtica dioïca* (65, pl. I, fig. 5). Quoique très éphémère, son existence dans le *Tradescantia* pourrait bien avoir une signification importante comme caractère phyllétique chez les Monocotylées. Nous constaterons également une zone cambiale éphémère dans les faisceaux des tiges et des feuilles de notre *Tradescantia*.

Une autre particularité est offerte par l'endoderme de l'hypocotyle dont le contenu protoplasmique montre, en se plasmolysant, l'aspect représenté par la figure 98. La même disposition a été signalée par Caspary dans l'endoderme de la racine de Ficaire : il y a trouvé parfois le protoplasme bruni, rétracté et étendu sous forme de ruban entre les parois ondulées (17). M. **Strasburger** s'est également occupé de ce phénomène au point de vue des caractères fonctionnels de l'endoderme des racines d'Aroïdées (179, p. 410).

La lumière exerce énergiquement son action retardatrice sur l'accroissement intercalaire de l'hypocotyle. La longueur de ce membre, qui est presque nulle en pleine lumière, peut atteindre 60 millimètres dans l'obscurité complète. Cet allongement considérable se fait avec une intensité telle que les trachées et même le tissu fondamental sont déchirés et qu'il se produit soit deux petites lacunes latérales, soit une seule grande lacune centrale. Le même phénomène s'est produit dans des plantules de *Brassica* dont les cotylédons m'ont paru se faner par manque d'eau, bien que les racines fussent tenues dans un sol très humide : l'hypocotyle était extrêmement allongé et tous ses éléments ligneux, déchirés, étaient incapables de remplir leur fonction conductrice.

Digitized by Google

§ 3. — Le cotylédon.

I. — *Caractères extérieurs.*

Le cotylédon comprend trois régions : la gaine, le pétiole et le suçoir.

Dans la graine, le pétiole est très court, surmonte la gaine et se termine par le suçoir (fig. 44 et 46). L'axe du cotylédon coïncide avec l'axe de l'embryon tout entier.

Dès le début de la germination, le pétiole s'allonge et s'incline (stade I, fig. 51); la gaine s'accroît plus rapidement d'un côté et rejette le pétiole de l'autre côté (stades II et III, fig. 52 et 53). Aussitôt après, la gaine, à l'endroit de sa courbure, devient le siège d'un accroissement intercalaire considérable : elle s'élève au-dessus de la gemmule en forme de cône, la fente cotylédonaire (*) se trouvant près du sommet de ce cône (stades IV, V et VI, fig. 54, 55 et 56).

Lorsque son développement est terminé (fig. 100), la gaine est cylindrique et montre, près de son sommet, la fente cotylédonaire considérablement agrandie pour livrer passage aux premières feuilles; le pétiole cotylédonaire semble alors inséré sur le côté de la gaine, ou même près de la base de cet organe. Dans les figures 101 et 102, la gaine a été fendue longitudinalement suivant la ligne médiane postérieure (**), de façon à pouvoir être étalée (les parties incisées sont indiquées en traits interrompus). Dans ces préparations, une partie du pétiole est vu par transparence à travers la gaine.

La longueur de la gaine et celle du pétiole cotylédonaires sont très variables selon les circonstances dans lesquelles la germination s'est faite. L'allongement devient considérable lorsque la graine a été profondément enterrée ou bien lorsqu'elle a germé à la surface du sol dans l'obscurité

(*) Voir la note au bas de la page 21.

(**) D'après la position supposée à l'observateur comme il a été dit en note au bas de la page 28.

Digitized by Google

(fig. 62, 63). Quant au suçoir, il demeure à peu près hémisphérique et reste emprisonné dans le spermoderme qu'il ne remplit jamais entièrement (fig. 107 et 81).

Si l'on considère un grand nombre de plantules en les orientant toutes de la même manière (l'hypocotyle verticalement, le cotylédon en avant et la feuille [1] en arrière d'un observateur supposé dans l'axe de la plantule), on constate que le pétiole cotylédonaire et la graine se trouvent tantôt à droite, tantôt à gauche. Sur 322 plantules ainsi considérées, j'en ai trouvé 163 d'une sorte et 159 de l'autre. Il y a donc des plantules à cotylédon courbé à droite, d'autres à cotylédon courbé à gauche; leur nombre est sensiblement égal. Les figures 101 et 102 représentent deux cotylédons étalés vus, l'un et l'autre, par leur face interne; les figures 116 et 120 représentent la coupe tranversale, au niveau de la gaine et du pétiole cotylédonaires, dans deux plantules orientées l'une comme l'autre. Le pétiole est à droite dans les figures 101 et 116; il est à gauche dans les figures 102 et 120.

II. — *Structure.*

Dans les plantules en germination, ce sont les faisceaux cotylédonaires qui se différencient les premiers : on voit déjà leurs trachées caractérisées dès le stade II (fig. 52 et 79), alors qu'aucune trachée n'est encore visible dans l'hypocotyle et dans la racine principale.

La gaine du cotylédon a une insertion circulaire (fig. 115); elle contient deux faisceaux unipolaires, à bois centrifuge et à orientation normale (bois interne, liber externe); tissu fondamental limité par deux épidermes, l'externe garni de stomates.

Dans le pétiole, les deux faisceaux présentent les mêmes caractères, sauf qu'ils sont rapprochés en face l'un de l'autre (fig. 103); l'épiderme est muni de rares stomates dépourvus de cellules annexes (fig. 105). La coupe longitudinale du pétiole (comme celle de l'hypocotyle) montre l'étirement des trachées initiales annelées (fig. 104). On y remarque aussi, dans certaines cellules longues et étroites, des noyaux qui mesurent jusqu'à $0^{mm},13$ de longueur sur $0^{mm},003$ de largeur. Lorsque l'allongement du pétiole est

Digitized by Google

plus considérable encore (fig. 63), les éléments ligneux des faisceaux sont presque complètement détruits (fig. 106).

Dans la moitié inférieure du suçoir, les deux faisceaux cotylédonaires se retrouvent disposés de la même manière que dans le pétiole. Dans la moitié supérieure, les trachées et les éléments libériens se dispersent (fig. 108). Les cellules épidermiques du suçoir sont allongées, perpendiculairement à la surface, en grosses papilles à sommet arrondi (fig. 109) : elles contiennent une épaisse couche protoplasmique pariétale, un noyau et du suc cellulaire. Leur fonction est d'absorber les produits de la digestion de l'albumen.

Parcours des faisceaux. — Considérons d'abord une plantule portant la graine du côté droit (fig. 101 et 110).

Le faisceau cotylédonaire gauche sortant de l'hypocotyle s'élève dans la gaine du côté gauche; arrivé tout en haut, en avant de la fente cotylédonaire, il se recourbe et descend du côté droit de la gaine. Le faisceau cotylédonaire droit s'élève du côté droit, mais bientôt il s'incurve pour pénétrer dans le pétiole avec le faisceau gauche descendant. Les deux faisceaux poursuivent parallèlement leur trajet jusque dans le suçoir où ils s'éteignent en dispersant leurs éléments (fig. 108). Le sommet organique du cotylédon est le suçoir lui-même et non la pointe plus ou moins effilée qui surmonte la gaine près de la fente cotylédonaire.

Les trois parties du cotylédon sont donc traversées par deux faisceaux continus d'un bout à l'autre, sans ramification ni anastomose. Ces deux faisceaux sont équivalents, mais celui de gauche fait le tour de la gaine hypertrophiée, ce qui allonge beaucoup son trajet.

Une plantule portant la graine du côté gauche offre une disposition inverse.

Résumé de la structure des plantules.

Pour résumer la structure des plantules du *T. virginica,* il suffira d'attirer l'attention sur les figures suivantes :

1° Coupes longitudinales épaisses orientées de façon à montrer l'ensemble de l'organisation aux stades II et III (fig. 79 et 80), puis au

Digitized by Google

stade VI (fig. 82 et 83). La figure 82 provient d'une plantule à hypocotyle très court, la suivante d'une plantule à hypocotyle plus long (*).

2° Coupes transversales aux niveaux les plus caractéristiques d'une plantule arrivée au stade VI. Celle-ci est représentée par la figure 110 ; on y a indiqué les niveaux correspondant aux neuf coupes suivantes :

Fig. 111. Racine principale : faisceau tripolaire. — Trois radicelles sont également visibles à ce niveau.

Fig. 112. Base de l'hypocotyle : faisceau tripolaire; trois faisceaux unipolaires (L, M, L) alternants avec les pôles ligneux centripètes de la racine; insertion des trois radicelles en face des mêmes pôles ligneux centripètes.

Fig. 113. Milieu de l'hypocotyle : deux pôles ligneux centripètes seulement; trois faisceaux L, M, L à bois centrifuge. — Le pétiole cotylédonaire rencontré à ce niveau contient deux faisceaux unipolaires.

Fig. 114. Sommet de l'hypocotyle (nœud cotylédonaire) : même structure et en plus insertion des deux faisceaux du cotylédon en face des deux pôles ligneux centripètes.

Fig. 115. Région inférieure de la gaine cotylédonaire : cette gaine contient deux faisceaux. — La feuille [1] renferme les sept faisceaux *m* L *i* M *i* L *m*; tige principale et bourgeon axillaire de la feuille [1].

Fig. 116. Niveau de l'insertion du pétiole cotylédonaire sur la gaine du cotylédon : le faisceau de droite s'incurve pour passer de la gaine dans le pétiole. — Feuille [2] et sommet de la tige principale.

Fig. 117. Région supérieure de la gaine cotylédonaire à la hauteur de la fente. Feuille [1] et feuille [2].

Fig. 118. Pointe de la gaine cotylédonaire.

Fig. 119. Pointe de la gaine à l'endroit où le faisceau cotylédonaire gauche s'incurve pour redescendre du côté droit.

(*) Voir la note au bas de la page 30.

Digitized by Google

HISTORIQUE.

Les caractères extérieurs du cotylédon des Commélinées ont été souvent décrits et comparés à ceux des autres Monocotylées.

Mirbel s'en est occupé à plusieurs reprises (**116**, p. 61, pl. 3, fig. **32** et 33; **117**; **118**, p. 62, pl. 59, fig. 6 et 7). Il a désigné la gaine du cotylédon sous le nom de « coléoptile ».

Gaudichaud (55, p. 60, pl. IV, fig. 1) a décrit et représenté d'une façon défectueuse la germination d'un *Commelina*.

Dans un important mémoire qui résume un grand nombre d'observations, **M. Klebs** (**91**) a rangé les plantules du *Commelina* et du *Tradescantia* dans le deuxième type monocotylé caractérisé par une gaine cotylédonaire fort allongée, portant à l'extrémité d'un long pétiole filiforme une partie enfoncée dans la graine (le suçoir).

Au point de vue de l'anatomie, les indications les plus complètes sont celles données par **M. Van Tieghem** (**189**). Cet auteur a distingué, dans le cotylédon des Commélinées, trois parties : une gaine inférieure; un limbe qui la continue; une gaine supérieure, sorte de manchette insérée au point de jonction de la gaine inférieure et du limbe. Il a, en outre, décrit avec exactitude le parcours des faisceaux cotylédonaires. Il me semble cependant assez inutile de considérer la « gaine supérieure » comme une partie distincte du cotylédon. Cette « gaine supérieure », en effet, n'existe pas dans l'embryon avant la germination; elle résulte d'une déviation de la gaine proprement dite, d'une hypertrophie au point de courbure; le faisceau qui y pénètre retourne au pétiole pour se terminer seulement dans le suçoir. J'ajouterai que, dans le *Tinantia fugax*, le *Rheo discolor* et même dans certaines espèces de *Commelina*, comme le *C. tuberosa*, la gaine se développe à peu près également des deux côtés; il n'y a pas de « gaine supérieure » et le pétiole reste toujours terminal. Le *Commelina communis* et l'*Heterachtia pulchella*, au contraire, se comportent comme le *Tradescantia virginica*, sauf que le pétiole se détache généralement à mi-hauteur de la gaine et non pas près de la base. Pour les mêmes raisons, le rapprochement que

Digitized by Google

M. Van Tieghem cherche à faire entre le cotylédon des Commélinées et celui des Graminées me paraît peu fondé.

M. de Solms-Laubach (**173**, p. 72) a cru devoir conclure de ses observations sur l'embryogénie du *Tinantia* et de l'*Heterachtia,* que l'extrémité supérieure du cotylédon renflée en suçoir n'a pas tout à fait la même valeur que l'extrémité du cotylédon des autres Monocotylées. D'après lui, le suçoir ne se forme pas au sommet organique du cotylédon, mais plutôt sur sa partie dorsale ; le sommet organique se trouverait à la limite supérieure de la fente cotylédonaire. Il ne me semble pas que cette conclusion découle nécessairement de l'étude du développement de l'embryon avant la maturité de la graine. La forme renflée de l'extrémité supérieure du cotylédon, c'est-à-dire du suçoir, doit s'expliquer par un développement transversal du sommet du cotylédon et non par une incurvation de ce sommet, comme l'a admis le savant professeur de Strasbourg. La coupe longitudinale radiale d'un embryon, reproduite par notre figure 45, ne montre pas d'incurvation dans les rangées cellulaires qui composent le cotylédon. D'autre part, le parcours des faisceaux dans le cotylédon après la germination, tel qu'il est établi par mes recherches sur le *Tradescantia* (p. 40), prouve clairement que le suçoir occupe le sommet organique du cotylédon, là où se terminent, par plusieurs pointes libres, les deux faisceaux cotylédonaires.

MM. **Haberlandt** (**72**), **Ebeling** (**43**), **Lewin** (**102**) et **Tschirch** (**184**) se sont plus particulièrement occupés de la structure du suçoir et spécialement de son épiderme absorbant.

Digitized by Google

§ 4. — Observations physiologiques sur la germination.

I. — *Rôle du spermoderme.*

Des graines de *Tradescantia virginica* ayant été oubliées dans l'eau, furent trouvées en germination plusieurs mois plus tard. Des expériences alors furent faites qui démontrèrent que ces graines, lorsqu'elles sont mûres et entières, se conservent indéfiniment dans de l'eau distillée ou dans de l'eau puisée à un étang, soit à la température ordinaire, soit dans une étuve à 30° C. : elles germent successivement à des intervalles très inégaux et le liquide reste toujours parfaitement limpide.

Plongées pendant dix jours dans de la colle de pâte subissant une fermentation butyrique intense, les graines de *Tradescantia* prennent une teinte plus claire, restent dures et sont capables de germer après un simple lavage à l'eau. Après un mois de séjour dans une eau infecte contenant des haricots en putréfaction, plusieurs graines de *Tradescantia* se sont, il est vrai, crevées au niveau du hile et se sont gâtées; mais une dizaine d'autres ont pu encore germer lorsqu'elles furent portées dans de l'eau claire au sortir du liquide infectieux.

Ayant refait ces expériences avec diverses espèces, j'ai trouvé que le froment, le maïs, les graines de *Phaseolus,* d'*Agrostemma,* de *Brassica,* de *Ricinus* se décomposent en quelques jours dans l'eau et subissent la fermentation butyrique. Au contraire, du riz, des graines d'*Alisma* et de *Nymphea* demeurent intacts dans l'eau et germent plus ou moins rapidement. On remarquera que ces dernières graines proviennent d'espèces aquatiques ou marécageuses.

La résistance à la putréfaction des graines du *Tradescantia* provient-elle d'un antiseptique contenu dans ces graines ou simplement de la protection du spermoderme? J'ai vainement cherché à extraire des graines une substance soluble capable d'empêcher la fermentation butyrique. D'autre part, j'ai constaté qu'en plongeant dans l'eau des graines de *Tradescantia* légèrement

Digitized by Google

entaillées, ces graines pourrissent en peu de temps et ne germent pas. Dans l'étuve à 30° C., elles subissent spontanément, dès la première semaine, la fermentation butyrique avec dégagement de bulles gazeuses et réaction acide. La même chose se produit si, par une ébullition prolongée dans l'eau, on a fait gonfler les graines au point de provoquer la formation d'une fente dans la région du hile.

On est donc en droit d'attribuer au spermoderme du *Tradescantia* un rôle efficace de protection contre l'envahissement des bactéries. Cette protection est due principalement aux cellules de l'Ép. i. P. dont les membranes et surtout le contenu sont imprégnés de silice, comme nous l'avons constaté au chapitre précédent. Toutefois la secondine, dont les cellules ont des parois épaisses et cornées, doit également remplir un rôle efficace dans la protection de la graine contre la putréfaction.

Il a été constaté, à la fin de la germination, lorsque l'albumen est complètement digéré et absorbé, que le spermoderme n'est pas altéré : le contenu siliceux de l'Ép. i. P., notamment, se retrouve intact dans les cellules.

Les graines du *Tradescantia* gonflent très peu dans l'eau, et après une immersion prolongée, leur albumen reste dur et cassant. J'ai cherché à comparer le gonflement des graines de diverses espèces. A cet effet, je me suis servi d'une éprouvette cylindrique graduée, d'un diamètre intérieur de 20 millimètres. Un petit flacon cylindrique en verre, d'un diamètre de 18 millimètres et du poids de 14 grammes, servait de piston. J'ai déposé, dans cette éprouvette, 10 centimètres cubes de graines sèches ou, dans certains cas, de fragments de graines. Le tout était très légèrement tassé et d'une manière aussi uniforme que possible; les graines ou les fragments employés étaient choisis d'une grosseur à peu près égale à celle des graines de *Tradescantia*. Le piston étant mis en place, sa base coïncidait au début de l'expérience avec le trait indiquant 10 centimètres cubes. De l'eau était alors introduite dans l'appareil de façon à remplir l'éprouvette et le piston. L'ascension de ce dernier s'arrêtait après un temps variable selon les matériaux employés. Il suffisait alors de lire l'échelle graduée pour se rendre un compte suffisamment exact de l'augmentation du volume des graines. On remarquera, en effet, que les indications du tableau suivant sont très dif-

Digitized by Google

férentes d'une espèce à une autre, les différences portant sur l'augmentation du volume et sur le temps nécessaire pour obtenir l'effet maximum.

MATÉRIAUX EMPLOYÉS.	VOLUME MAXIMUM.	TEMPS NÉCESSAIRE pour l'obtenir.
Tradescantia virginica L. : graines entières	10 $^{2}/_{3}$ c. c.	48 heures.
Tradescantia virginica L. : graines légèrement entaillées. .	10 $^{3}/_{4}$ —	5 —
Allium Cepa L. : graines entières	12 $^{3}/_{4}$ —	24 —
Phalangium graminifolium Willd. : id.	12 $^{1}/_{2}$ —	1 —
Oryza sativa L. : caryopses entiers	12 —	48 —
Oryza sativa L. décortiqué (riz du commerce)	12 $^{1}/_{2}$ —	15 —
Lens esculenta Mönch. : graines entières	15 —	14 —
Pisum sativum L. : cotylédons décortiqués et concassés . .	15 —	4 —
Brassica oleracea L. : graines entières	16 —	11 —

Considérons d'abord ces résultats au point de vue du changement de volume. De toutes les graines expérimentées, ce sont celles du *Tradescantia* qui gonflent le moins, celles du *Brassica* qui gonflent le plus. La différence entre le *Tradescantia* intact et le *Tradescantia* entaillé est très faible ; de même entre le riz intact et le riz décortiqué; entre le *Vicia* intact et le *Pisum* concassé, la différence est nulle.

Au point de vue du temps, les graines de *Tradescantia,* celles des deux Légumineuses et les caryopses du riz, gonflent beaucoup plus rapidement lorsque les téguments ont été enlevés ou entaillés. Dans ces trois cas, les téguments ne semblent avoir d'influence que sur la rapidité avec laquelle le volume augmente.

Digitized by Google

II. — *Résistance à la germination.*

Les graines du *Tradescantia virginica* germent très irrégulièrement. Dans les plates-bandes du Jardin botanique de Liége, où cette plante est cultivée en grande abondance, le nombre des germinations spontanées est très variable selon les années, mais ce fait peut dépendre de circonstances accidentelles : nombre de graines tombées sur le sol, nettoyage du terrain, humidité, température, etc. Il était donc nécessaire de faire des expériences dans des conditions variées et bien précises.

Les semis faits dans des pots tenus convenablement humides, à l'air libre ou en serre chaude, présentent la même inconstance. Les plantules apparaissent ordinairement une à une pendant la première année et même pendant la seconde. Les graines qui n'ont pas germé sont restées dures et parfaitement saines. J'ai cependant expérimenté avec des graines bien mûres, semées soit immédiatement après leur récolte, soit à diverses époques de l'année. Certains semis ont été tenus dans une humidité constante, d'autres ont été soumis à des alternatives de sécheresse et d'arrosement; quelques pots furent maintenus à l'obscurité, d'autres à la lumière diffuse, d'autres enfin exposés au soleil. Les résultats furent néanmoins les mêmes.

Si, au lieu de mettre les graines en terre, on les dépose simplement dans de l'eau, les germinations sont plus nombreuses, mais elles se produisent tout aussi irrégulièrement.

Pour éviter autant que possible les variations du pouvoir germinatif, j'ai toujours opéré avec des graines nouvellement récoltées. J'ai donné la préférence à la méthode des semis dans l'eau, au moyen de flacons fermés avec du papier à filtrer, parce qu'elle permet l'inspection aisée des graines et élimine les causes d'erreur résultant des différences de température et d'humidité, qu'il est difficile d'éviter par la méthode des semis en terre, quand les cultures doivent être faites dans un grand nombre de pots et doivent durer très longtemps. Nous savons déjà que les graines de *Tradescantia* se conservent dans l'eau sans altération et que les premiers stades de leur germination sont parfaitement normaux. Certaines expériences, d'ailleurs, furent

Digitized by Google

faites simultanément en terre et dans l'eau. Les semis en terre ont toujours donné moins de plantules.

En vue de découvrir pour quelle raison les graines du *Tradescantia* germent d'une façon si désordonnée, j'ai cherché à prévenir la dessiccation du spermoderme en semant des graines incomplètement mûres, ou des graines dès leur sortie du fruit déhiscent; à entailler, aux deux extrémités de la graine, le spermoderme déjà sec; à expulser l'air; à enlever les petites quantités de corps gras qui pourraient s'y trouver; à ramollir le spermoderme et à dissoudre la silice; j'ai essayé enfin diverses liqueurs préconisées pour faciliter la germination.

Pour cela, les graines sèches, peu de temps après leur sortie du fruit, furent d'abord mises à tremper pendant deux jours dans l'eau, puis épongées. Celles qui furent soumises à l'action d'un réactif furent ensuite lavées à grande eau pendant plusieurs heures. L'expérience a duré quinze mois. Durant les trois premiers mois et durant les trois derniers, les semis furent tenus à la température du laboratoire (15 à 20° C.), dans l'obscurité; pendant les neuf mois intermédiaires, ils furent placés dans une étuve à eau chaude, dont la température fut maintenue entre 30 et 35° C. pendant la journée et dont le minimum de la nuit ne fut pas inférieur à 25°.

Chaque mois, à la visite des flacons, les plantules formées furent comptées et retirées, de même que les graines gâtées. Le tableau suivant permet de comparer ces données avec toute l'exactitude désirable.

Digitized by Google

EXPÉRIENCES SUR LA GERMINATION DU *TRADESCANTIA VIRGINICA*.

(50 graines nouvellement récoltées ont été mises en observation dans chaque expérience.)

Numéros d'ordre.	TRAITEMENT PRÉALABLE.	DURÉE de ce TRAITEMENT.	Nombre de germinations obtenues (Température, 25 à 35°.) en août, sept. et oct. 1895 (tempér., 15 à 20°).	en novembre.	en décembre.	en janvier.	en février.	en mars.	en avril.	en mai.	en juin.	en juillet.	en août, sept. et oct. 1896 (tempér., 15 à 20°).	Nombre total des germinations.	Nombre de graines pourries.	Nombre de graines intactes qui n'ont pas germé.
	Influence du degré de maturité.															
1	Aucun : graines mûres et sèches semées immédiatement.	»	0	2	4	11	14	7	1	1	2	2	0	44	0	6
2	Aucun : graines mûres mais à spermoderme non encore desséché.	»	0	4	3	8	13	6	1	2	2	1	0	40	0	10
3	Aucun : graines incomplètement mûres ; le spermoderme commençait à se colorer.	»	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	50	0
4	Aucun : graines moins mûres encore ; le spermoderme, blanc, contenait déjà de la silice.	»	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	50	0
	Enlèvement partiel du spermoderme aux deux extrémités.															
5	Graines légèrement entaillées.	»	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	50	0
	Expulsion de l'air et dissolution des matières grasses.															
6	Eau bouillante.	15 secondes	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	Les graines sont mortes, mais non pourries.
7	Id.	30 secondes	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
8	Id.	60 secondes	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
9	Alcool, puis éther.	10 minutes	0	11	4	11	12	5	1	1	1	1	0	47	0	3
10	Id.	24 heures	0	10	2	4	10	4	1	2	2	2	0	37	0	13

Digitized by Google

Numéros d'ordre.	TRAITEMENT PRÉALABLE.	DURÉE de ce TRAITEMENT.	Nombre de germinations obtenues (Température, 25 à 35°.) en août, sept. et oct. 1895 (tempér., 15 à 20°).	en novembre.	en décembre.	en janvier.	en février.	en mars.	en avril.	en mai.	en juin.	en juillet.	en août, sept. et oct. 1896 (tempér., 15 à 20°).	Nombre total des germinations.	Nombre de graines pourries.	Nombre de graines intactes qui n'ont pas germé.
			Ramollissement du spermoderme.													
11	Solution aqueuse de potasse à 5 %.	1 minute	0	8	2	10	12	6	2	2	1	2	0	45	1	4
12	Id.	5 minutes	0	3	2	7	16	4	4	3	0	2	1	42	0	8
13	Id.	1 heure	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	50	0
14	Id.	3 heures	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	50	0
15	Ammoniaque diluée (*).	1 heure	0	2	1	8	9	4	2	4	1	1	0	32	0	18
16	Id.	2 heures	0	2	6	2	1	2	2	0	0	0	0	15	24	11
17	Id.	6 heures	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	50	0
18	Id.	24 heures	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	50	0
			Action de l'acide carbonique en solution.													
19	Eau de Seltz en flacon fermé.	1 jour	0	15	3	6	15	1	2	3	1	1	0	47	0	3
20	Id.	3 jours	0	12	3	11	11	3	1	1	1	1	0	44	0	6
21	Id.	8 jours	0	11	2	10	11	1	1	2	3	2	0	43	0	7
22	Id.	15 jours	0	8	8	9	11	2	3	1	1	1	1	45	0	5
23	Id.	30 jours	0	8	5	6	11	5	2	1	1	0	0	39	0	11
			Dissolution de la silice.													
24	Acide fluorhydrique dilué(**).	15 secondes	0	9	5	9	13	3	1	2	1	3	0	46	0	4
25	Id.	20 secondes	0	5	5	7	10	8	3	2	1	2	1	44	0	6
26	Id.	30 secondes	0	8	5	9	9	8	1	2	2	1	0	45	0	5
27	Id.	60 secondes	0	5	3	7	7	3	0	3	2	3	0	33	8	9
28	Acide fluorhydrique, solution commerciale concentrée.	1 minute	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	50	0
29	Id.	2 minutes	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	50	0

(*) Eau : 100 c. c.; ammoniaque à 22° B. : 10 c. c. — (**) Solution commerciale diluée de 3 vol. d'eau. Au n° 24, la silice n'était pas dissoute; au n° 25, elle était partiellement dissoute; aux n°s 26 à 29, elle était entièrement dissoute.

Digitized by Google

Numéros d'ordre.	TRAITEMENT PRÉALABLE	DURÉE de ce TRAITEMENT.	Nombre de germinations obtenues (Température, 25 à 35°.) en août, sept. et oct. 1895 (tempér., 15 à 20°).	en novembre.	en décembre.	en janvier.	en février.	en mars.	en avril.	en mai.	en juin.	en juillet.	en août, sept. et oct. 1896 (tempér., 15 à 20°).	Nombre total des germinations.	Nombre de graines pourries.	Nombre de graines intactes qui n'ont pas germé.
	Formules préconisées pour hâter la germination.															
30	Formol commercial, $^1/_2$ °/₀₀.	1 heure	0	8	2	6	10	10	2	4	2	2	0	46	0	4
31	Id	2 heures	0	10	2	10	11	3	2	1	1	2	0	42	0	8
32	Id.	6 heures	0	12	3	7	10	4	2	1	1	3	0	43	0	7
33	Id.	24 heures	0	4	2	15	10	3	2	2	1	1	0	40	0	10
34	Id.	48 heures	1	4	8	8	10	8	3	2	1	0	0	45	0	5
35	Id.	8 jours	0	4	6	8	6	6	2	6	1	2	1	42	0	8
36	Formol commercial, 1 °/₀₀.	1 heure	0	8	3	11	12	6	2	2	1	2	0	47	0	3
37	Id.	2 heures	0	2	6	7	11	10	2	5	0	3	0	46	0	4
38	Id.	6 heures	0	8	5	5	10	6	2	3	1	2	0	42	0	8
39	Id.	24 heures	0	8	6	7	13	3	2	1	2	3	0	45	0	5
40	Id.	48 heures	0	8	3	8	15	5	1	2	2	3	0	47	0	3
41	Formol commercial, 1 °/₀.	1 heure	0	10	3	8	10	4	2	4	1	4	0	46	0	4
42	Id.	2 heures	0	10	1	8	12	6	3	2	0	2	0	44	0	6
43	Id.	6 heures	0	9	1	8	14	4	2	2	2	4	0	46	0	4
44	Liqueur activante (*).	15 minutes	0	6	2	10	4	4	2	2	4	4	0	38	0	12
45	Id.	30 minutes	0	6	6	6	8	2	2	4	3	2	0	39	1	10
46	Id.	1 heure	0	10	4	8	9	3	2	2	2	0	0	40	0	10
47	Id.	2 heures	0	2	4	10	12	4	1	2	2	2	0	39	0	11
48	Id.	48 heures	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	50	0
49	Id.	8 jours	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	50	0

(*) Eau. . . . . 100 | Potasse. 1
Ammoniaque . . . . . 5 | Chlorhydrate d'hydroxylamine. . . 5

Digitized by Google

Les résultats généraux de cette longue expérience sont les suivants :

1° La température exerce une grande influence sur la germination du *Tradescantia*. D'autres essais, faits spécialement pour rechercher cette influence et dans le détail desquels je crois inutile d'entrer ici, ont démontré que des graines de même provenance peuvent donner en quatre mois 3 °/₀ de germination à la température du laboratoire, et 30 °/₀ dans l'étuve. On remarquera que dans le tableau ci-dessus, presque toutes les séries ont donné le plus de germinations en janvier et en février : cela provient de ce que la moyenne des températures a été probablement plus élevée pendant cette période.

2° La dessiccation du spermoderme n'a pas d'influence (série n° 2 comparée à la série n° 1).

3° Les graines incomplètement mûres se gâtent dans l'eau, même lorsque la silice existe déjà dans le spermoderme (séries n^{os} 3 et 4). Il en est de même lorsque les graines imparfaitement mûres sont semées en terre.

4° L'intégrité du spermoderme est nécessaire (n° 5).

5° L'eau bouillante, agissant pendant un temps très court, tue les graines (n^{os} 6, 7, 8). Celles-ci ne pourrissent cependant pas, ce qui démontre l'efficacité du rôle protecteur du spermoderme.

6° L'alcool et l'éther n'ont pas eu d'action appréciable (n^{os} 9, 10).

7° L'action peu prolongée de la potasse et de l'ammoniaque n'a pas d'effet utile (n^{os} 11 à 18); l'action plus prolongée de ces agents tue les graines et les semis sont envahis par les moisissures.

8° L'acide carbonique, même en solution plus concentrée que celle qui existe dans le sol, est sans effet (n^{os} 19 à 23).

8° La dissolution de la silice, par l'acide fluorhydrique dilué, n'active pas la germination (n^{os} 24 à 27). L'action de l'acide fluorhydrique plus concentré tue les graines qui se gâtent rapidement (n^{os} 28, 29). Le spermoderme dépourvu de son contenu siliceux est incapable de protéger l'albumen et l'embryon morts contre l'envahissement des saprophytes. Au contraire, le spermoderme laissé intact par l'action de l'eau bouillante préserve efficacement de la putréfaction les graines tuées. Ce résultat est très démonstratif.

10° Les diverses formules préconisées pour faciliter la germination des graines potagères sont complètement inefficaces (n^{os} 30 à 49).

Digitized by Google

11° Les graines qui n'ont pas été tuées par un traitement préalable trop énergique ont germé les unes après les autres, à des intervalles très inégaux. La plupart de celles qui n'ont pas germé pendant la durée de l'expérience auraient certainement pu le faire après, si l'étuve avait été chauffée pendant quelques mois encore. La marche générale du phénomène et l'état d'intégrité des graines l'indiquent suffisamment.

La conclusion à tirer de ce qui précède est qu'une élévation assez notable de température n'est pas la seule condition nécessaire à la germination du *Tradescantia virginica*. On sait qu'un certain nombre de graines sont imperméables et ne germent que quand leur spermoderme a subi des modifications chimiques permettant l'entrée de l'eau. Chez le *Tradescantia*, le spermoderme, dans son ensemble, paraît être suffisamment perméable, mais l'eau parvient peut-être difficilement à l'embryon lui-même. Un défaut de perméabilité dans la région du tégument qui recouvre la radicule fournirait une explication suffisante de la résistance des graines à la germination. L'expérience suivante semble confirmer cette hypothèse.

Des graines ont séjourné quarante-huit heures dans l'eau, puis l'opercule micropylaire de chacune d'elles a été enlevé à l'aiguille et les graines ont été immédiatement remises dans de l'eau ordinaire. Un autre lot traité de la même façon, après avoir été stérilisé au moyen du sublimé corrosif à 2 °/₀₀, a été déposé dans de l'eau stérilisée par l'ébullition. Un lot témoin était formé de graines demeurées intactes.

EXPÉRIENCES SUR LA GERMINATION DU *TRADESCANTIA VIRGINICA*.

(Chaque lot comprend 50 graines récoltées depuis six mois et semées le 1er avril dans de l'eau à la température de 15 à 20° C.)

Nos d'ordre.	TRAITEMENT.	NOMBRE DE GERMINATIONS OBTENUES.								Total des germinations.	Nombre de graines pourries.	Nombre de graines non pourries et non germées.
		15 avril.	1er mai.	15 mai.	1er juin.	15 juin.	1er juillet.	15 juillet.	1er août.			
1	Aucun : graines intactes (témoins).	0	0	2	0	0	1	0	0	3	0	47
2	Graines dont l'opercule a été enlevé.	12	3	1	0	0	0	0	0	16	34	0
3	Graines stérilisées dont l'opercule a été enlevé.	14	8	4	1	1	0	0	0	28	0	22

Digitized by Google

L'enlèvement de l'opercule micropylaire a donc eu pour résultat d'augmenter beaucoup le nombre des germinations. Mais cette opération ne se fait pas toujours sans blesser l'embryon. De là l'envahissement par les saprophytes d'un certain nombre de graines endommagées. On remarquera, en effet, que les plantules obtenues ont été plus nombreuses dans un milieu stérilisé, après stérilisation de la surface des graines. Des expériences analogues, faites à l'étuve, ont été moins concluantes, parce que la chaleur favorise trop le développement des bactéries qui s'attaquent énergiquement aux embryons dépourvus de la protection de l'opercule micropylaire.

La résistance à la germination, quelle qu'en soit la cause, est peut-être une propriété favorable à l'espèce : les plantules apparaissant successivement à de longs intervalles, il en résulte une sorte de *dissémination dans le temps* qui pourrait être utile aux plantes vivaces dont les graines sont dépourvues de moyens puissants de *dissémination dans l'espace*, et tel est le cas du *Tradescantia*.

III. — *Plantules développées dans l'eau.*

Lorsque la germination se fait dans l'eau et à la lumière diffuse, les plantules verdissent et atteignent un développement assez avancé (fig. 64 à 67). L'examen microscopique démontre que tous les méats intercellulaires, notamment ceux de la première feuille, sont remplis d'air, et que les stomates, quant ils sont ouverts, contiennent également une bulle d'air. Cependant les plantules dépérissent lentement et meurent lorsque les réserves alimentaires de l'albumen ont été complètement épuisées. A ce moment, les méats intercellulaires sont injectés d'eau : les cellules sont comme noyées.

Lorsque la germination se produit dans l'eau et à l'obscurité, les plantules arrivent à peu près au même degré de développement qu'à la lumière, mais toutes leurs parties sont beaucoup plus allongées. L'hypocotyle peut alors mesurer jusqu'à 143 millimètres de longueur (fig. 68)! Le pétiole cotylédonaire s'allonge parfois plus rapidement que l'hypocotyle au début, mais il atteint d'ordinaire une longueur beaucoup moindre que l'hypocotyle (fig. 68).

Digitized by Google

Les plantules aquatiques sont souvent courbées et même contournées de diverses manières, ce qui provient probablement d'un défaut de stabilité. Le pétiole cotylédonaire est tantôt rabattu (fig. 64, 67 et 68), tantôt au contraire il est relevé (fig. 65 et 66). Mais si, au lieu de reposer simplement au fond du vase, la graine est fixée dans l'eau au moyen d'une petite pince, le pétiole est toujours rabattu et de même longueur que l'hypocotyle; les choses alors se passent comme dans les plantules terrestres, quelle que soit l'intensité de l'accroissement intercalaire. La stabilité de la graine dans l'eau suffit pour amener le développement corrélatif des organes, bien que l'hypocotyle et la racine soient encore complètement libres. J'ai d'ailleurs observé que le défaut de stabilité est grandement préjudiciable au développement des plantules de diverses espèces de plantes aquatiques.

M. **Massart** (112, p. 190) a observé, chez divers *Sagittaria, Alisma, Damasonium, Potamogeton, Zanichellia* et *Triglochin* que la longueur de l'hypocotyle se règle exactement sur l'épaisseur de la couche de vase qui surmonte la graine en germination. L'accroissement s'arrête lorsque la base du cotylédon est parvenue au-dessus de la vase. Ces expériences ont sans doute été faites dans les conditions normales d'éclairage, ce qui explique que l'hypocotyle est resté entièrement souterrain.

D'après M. Massart, le *Calla palustris* se comporte autrement : l'hypocotyle reste toujours très court et les graines semées sous la vase refusent de germer. Dans les *Nymphæa, Nuphar* et *Victoria,* la germination se fait suivant le même type fonctionnel que chez les *Sagittaria, Potamogeton,* etc.; toutefois l'allongement se produit, non dans l'hypocotyle, mais dans la première feuille et le premier entrenœud de la tige. C'est un exemple d'équivalence physiologique de membres de valeur morphologique différente.

Nous avons signalé précédemment que dans les plantules terrestres du *Tradescantia* normalement exposées à la lumière, la longueur de l'hypocotyle est d'autant plus grande que la graine est enfoncée plus profondément dans le sol; l'hypocotyle tout entier reste souterrain. C'est seulement lorsque l'intensité lumineuse est trop faible que l'hypocotyle sort de terre. Le *Tradescantia* se comporte donc comme les *Sagittaria* et *Potamogeton* étudiés par M. Massart.

Digitized by Google

IV. — *Courbure du cotylédon.*

Il a été expliqué précédemment (*) comment le cotylédon, qui est droit dans la graine, se courbe tantôt à droite, tantôt à gauche, et rejette son pétiole sur le côté de la gaine. Ce développement asymétrique de la plantule résulte-t-il de l'action perturbatrice des forces extérieures ou d'une cause interne? On peut facilement éliminer l'héliotropisme et l'hydrotropisme en provoquant la germination à l'obscurité dans l'eau ou dans une atmosphère saturée d'humidité. Quant au géotropisme, on peut, soit rechercher son influence directe, soit la neutraliser. De là, deux séries d'expériences.

I. Dans une première série d'expériences, j'ai fait agir la pesanteur dans une direction déterminée de la façon suivante. La germination du *T. virginica* se produisant à des intervalles de temps très inégaux et souvent très longs (parfois plusieurs mois), un très grand nombre de graines furent déposées dans l'eau et examinées tous les jours. Sitôt que l'une d'elles présentait le premier symptôme de la germination (léger soulèvement de l'opercule micropylaire), elle était retirée et maintenue, dans une atmosphère saturée d'humidité, dans une position rigoureusement déterminée. A cet effet, la graine était saisie dans une petite pince en bois, laquelle était implantée dans une plaque de liège (fig. 69).

A. *Graines placées l'embryon verticalement, la radicule en bas :* Le premier développement se fait verticalement (fig. 70), mais bientôt le cotylédon se coude latéralement et à angle droit dans la région de la fente cotylédonaire : le pétiole cotylédonaire reste vertical, tandis que la gaine cotylédonaire et l'hypocotyle sont placés horizontalement (fig. 71) et gardent très longtemps cette position (fig. 72 et 73). Seule la racine principale, obéissant à son géotropisme positif, se courbe de bonne heure vers le bas. Plus tard, la région supérieure de l'hypocotyle, la gaine cotylédonaire et la gemmule qui y est emprisonnée manifestent leur géotropisme négatif et tendent à se relever (fig. 74).

(*) Voir pages 25 et 38.

Digitized by Google

B. *Graines placées l'embryon verticalement, la radicule en haut :* Le cotylédon se coude encore et place dans une position horizontale l'hypocotyle, la gaine cotylédonaire et la racine (fig. 75). Cette dernière s'incline plus tard vers le bas.

C. *Graines placées l'embryon horizontalement :* Le coude à angle droit du cotylédon amène l'hypocotyle dans une position variable, mais toujours telle que l'axe de l'hypocotyle se trouve dans le plan vertical perpendiculaire au pétiole. Dans la figure 76, la radicule se trouvait dirigée vers le haut; plus tard, l'hypocotyle s'est un peu courbé et la racine principale a poussé vers le bas (fig. 77).

Ces expériences semblent démontrer que la courbure du cotylédon n'est pas provoquée par la pesanteur, puisqu'elle se produit de la même manière, quelle que soit la position donnée à l'embryon. Cependant on pourrait objecter que les graines abandonnées dans l'eau avant d'être orientées dans une pince ont été soumises à l'influence de la pesanteur et que cette influence a pu se manifester plus tard par une courbure. Toutefois il est à remarquer que l'accroissement de l'embryon, avant son orientation définitive dans la pince, a toujours été extrêmement faible, vu la précaution qui a été prise de ne mettre en expérience que des graines présentant le tout premier symptôme de la germination.

Pour répondre à l'objection d'une façon plus directe, des graines *sèches* ont été fixées dans des pinces et orientées comme ci-dessus en A, B, C; le tout a été immergé dans l'eau et tenu à l'obscurité. Dès lors, la pesanteur a exercé son action, dans un sens déterminé, longtemps avant la germination. Bien que cette dernière expérience ait été continuée pendant trois mois, elle n'a donné qu'un très petit nombre de germinations, à cause de la lenteur et de l'irrégularité avec lesquelles les graines du *T. virginica* entrent en végétation. Néanmoins les résultats ont été identiques à ceux indiqués ci-dessus. On peut donc admettre que l'hypocotyle ne reçoit de la pesanteur aucune direction déterminée et que le fait constant de la courbure du cotylédon doit s'expliquer par une cause interne.

Lors de la germination du *Phœnix dactylifera*, le cotylédon de cette plante peut manifester une courbure qui, à première vue, présente quelque analogie avec celle du cotylédon du *Tradescantia*. **Sachs** a autrefois étudié

Digitized by Google

ce phénomène, non seulement chez le *Phœnix* (145), mais encore chez l'*Allium Cepa* (146). Il a montré que dans ces deux cas, la gaine du cotylédon se courbe, avec la concavité tournée en bas, entraînée évidemment, dit-il, par le poids de la racine (147, p. 103). Depuis, Sachs a abandonné les idées d'Hofmeister sur la plasticité des organes en voie de croissance et a défendu la notion du géotropisme positif (149, p. 1000).

J'ai soumis les graines du *Phœnix* aux mêmes expériences que celles du *Tradescantia* en les plaçant dans trois positions nettement déterminées dans l'air humide (comme A, B, C ci-dessus). Dans la première position (l'embryon étant placé verticalement avec la radicule en bas), il n'y a pas eu de courbure; dans la deuxième position (l'embryon étant vertical avec la radicule en haut), il y a eu courbure en demi-cercle; dans la troisième position (l'embryon étant placé horizontalement), il y a eu courbure à angle droit, la concavité étant inférieure. En d'autres termes, quelle que soit la position donnée à la graine, la gaine cotylédonaire se dirige toujours vers le bas : la courbure, quand elle se produit, est la conséquence du géotropisme positif dont la gaine cotylédonaire est douée.

Ces résultats confirment pleinement ceux obtenus par le savant physiologiste allemand et prouvent que les phénomènes présentés par le *Phœnix* sont d'un ordre tout différent de ceux offerts par le *Tradescantia*.

II. Dans une seconde série d'expériences sur le *Tradescantia*, l'action de la pesanteur a été égalisée au moyen du clinostat. Des graines manifestant dans l'eau le premier symptôme de la germination furent fixées, au moyen de pinces en bois, sur le disque du clinostat de façon que l'axe des embryons fût perpendiculaire au disque. Celui-ci tournait, dans un plan vertical, dans une atmosphère saturée d'humidité et obscure.

Trois expériences ont donné ensemble dix-huit plantules : toujours le cotylédon s'est coudé comme dans les germinations ordinaires. Trois de ces plantules arrivées, sur le clinostat, à divers degrés de développement sont représentées par les figures 87, 88 et 89. Quant au sens de la courbure, sur quinze des individus qui ont été ainsi obtenus et qui ont été examinés attentivement à ce point de vue, j'ai constaté ce qui suit : sept portaient le pétiole cotylédonaire à droite de la gaine (comme dans la figure 116), huit le portaient à gauche (comme dans la figure 120).

Digitized by Google

J'ai tenté d'expérimenter sur le clinostat en partant de graines *sèches* pour éviter l'objection d'une influence déterminante de la pesanteur avant le soulèvement de l'opercule micropylaire : les graines, fixées dans des pinces, étaient enfermées dans un vase avec de l'eau maintenu sur le clinostat. Je n'ai obtenu aucune plantule, bien que l'expérience ait été continuée sans interruption pendant treize mois. Ce fait s'explique par la difficulté qu'il y a, dans le *Tradescantia virginica*, à provoquer la germination dans un nombre limité de graines. Cette expérience n'est possible qu'avec des espèces à germination facile.

Conclusion : De l'ensemble de toutes ces expériences, il me semble permis de tirer la conclusion suivante : Bien que doué d'une symétrie sensiblement bilatérale dans la graine, le cotylédon possède une tendance propre à s'accroître ensuite d'une façon asymétrique, en se courbant soit à droite, soit à gauche de son plan de symétrie primitive; la courbure résulte de causes internes; elle ne se produit jamais dans le plan même de symétrie, mais latéralement; le nombre des individus courbés à droite est sensiblement égal à celui des individus courbés à gauche, que la germination se soit produite dans les conditions ordinaires ou dans des conditions expérimentales déterminées en vue de rechercher l'influence possible des agents extérieurs.

Diverses Commélinées se comportent comme le *Tradescantia virginica*. Dans le *Tinantia fugax*, le *Rheo discolor* et le *Commelina tuberosa*, au contraire, l'asymétrie du cotylédon entièrement développé est peu sensible : le pétiole cotylédonaire rabattu surmonte la gaine, mais il est souvent rejeté légèrement à droite ou à gauche.

Il faut sans doute considérer ces faits comme une « donnée historique », comme une « propriété héréditaire » indépendante des forces extérieures (Sachs, 149, p. 911). La courbure du cotylédon au niveau de la fente cotylédonaire est évidemment utile à la plantule en ce qu'elle facilite la sortie de la première feuille; mais le fait que le sens de cette courbure est déterminé d'avance pour chaque graine est plutôt désavantageux, puisque, pour certaines positions de la graine, l'hypocotyle peut être amené dans une position verticale, la radicule en haut (fig. 76 et 77). A la vérité, lorsque la germination se produit spontanément en terre, la plantule trouve dans le sol des points d'appui qui lui permettent de se redresser par des courbures

Digitized by Google

géotropiques de l'hypocotyle et de la racine principale. Dans le sol, la plantule de la figure 76 n'aurait pas pris la position de la figure 77. De fait, en observant un grand nombre de plantules provenant de germination spontanée en terre, on en trouve qui sont contournées de diverses façons.

Les expériences faites sur la germination du *Tradescantia* prouvent que le sens de la courbure du cotylédon est nettement déterminé d'avance par des causes internes. Ce déterminisme semble se rattacher à un fait plus général : l'existence, dans une même espèce, de deux sortes d'individus symétriques les uns des autres, comme les cristaux d'acide tartrique droit par rapport aux cristaux d'acide tartrique gauche (*).

Cette existence d'individus de deux sortes dans une même espèce me paraît, en effet, très générale et peut se manifester autrement que par la courbure du cotylédon, comme, par exemple, par le sens de l'enroulement de la spire phyllotaxique de la tige principale. J'ai fait à ce point de vue les constatations suivantes :

ESPÈCES.	NOMBRE de plantes examinées.	INDIVIDUS à spire dextre.	INDIVIDUS à spire senestre.
Tinantia fugax var. *erecta*	139	65	74
Chenopodium viride.	40	21	19
Brassica oleracea	481	244	237
Cucurbita Pepo	127	62	65

Dans les Renonculacées, MM. **Nihoul (133)**, **Lenfant (98)** et **Mansion (111)** ont également constaté, dans une même espèce, un nombre à peu près égal de tiges principales dextres et de tiges principales senestres.

(*) On relira avec intérêt un article publié par Pasteur sous le titre : « La dissymétrie moléculaire » dans le recueil des *Conférences faites à la Société chimique de Paris de 1883 à 1886* (Paris, Bureau des Deux Revues, 111, boulevard Saint-Germain, 1886). L'illustre chimiste écrivait (p. 33) : « Je pressens même que toutes les espèces vivantes sont primordialement, dans leur structure, dans leurs formes extérieures, des fonctions de la dissymétrie cosmique. » *(Note ajoutée pendant l'impression.)*

Digitized by Google

CHAPITRE III.

LES TIGES.

§ 1. — Caractères extérieurs.

Dans les plantules florifères (fig. 59), la tige principale mesure de 8 à 15 centimètres de longueur et porte de cinq à huit feuilles. Elle est ordinairement simple, le bourgeon du nœud [1] se développant seul en une pousse de remplacement.

Dans les plantes adultes, les tiges primaires sont insérées sur la partie souterraine vivace d'une tige semblable de l'année précédente; elles proviennent d'un bourgeon axillaire qui a passé l'hiver à l'état latent sous terre ou à l'état de pousse plus ou moins feuillée. Ces tiges mesurent en moyenne $0^m,50$ de longueur et comprennent une quinzaine de nœuds. Elles ont une courte portion souterraine persistante (cinq ou six nœuds portant des feuilles réduites à leur gaine et produisant des racines adventives) ainsi qu'une portion allongée, aérienne, dressée (huit à neuf nœuds avec feuilles normalement développées). Leur diamètre augmente rapidement depuis leur insertion jusque vers les premiers entrenœuds aériens; il diminue ensuite progressivement. L'ensemble d'une tige primaire forme donc comme deux cônes : le premier souterrain, court, à pointe vers le bas; le second aérien, beaucoup plus allongé, à pointe vers le haut. L'entrenœud qui précède l'inflorescence est le plus grêle; nous l'appellerons hampe (fig. 128).

Toute la partie aérienne se détruit à la fin de l'été; la partie souterraine, gorgée de réserves alimentaires, persiste pendant plusieurs années. L'ensemble des portions caulinaires d'âge différent et vivaces est souvent désigné sous le nom de rhizome.

Dans notre pays, les tiges primaires qui ont passé l'hiver à l'état de gros bourgeon ou de pousse plus ou moins feuillée, se développent de bonne

Digitized by Google

heure au printemps. Les autres tiges primaires, provenant de bourgeons plus petits, n'entrent en végétation que dans le courant de l'été et n'épanouissent pas de fleurs. Toutefois on peut, en septembre, trouver à l'extrémité de ces tiges tardives une jeune inflorescence. Ces tiges stériles par arrêt de développement périssent néanmoins l'hiver suivant. Leur présence est peut-être le premier indice d'une différenciation des axes en pousses les unes végétatives et florifères, les autres purement végétatives, comme on l'observe chez beaucoup de plantes.

Les bourgeons axillaires d'une tige primaire se comportent différemment. Ceux des nœuds souterrains donneront des tiges primaires de remplacement; ceux des premiers nœuds aériens s'atrophient; ceux enfin des derniers nœuds se développent en rameaux ou tiges secondaires portant des feuilles et une inflorescence à leur sommet. Ces rameaux se détruisent complètement à la fin de la saison.

Nous distinguerons donc :

1° La *tige principale* issue de la gemmule cachée par le cotylédon;

2° Les *tiges primaires* qui sortent de terre au printemps ou pendant l'été;

3° Les *tiges secondaires* portées par la portion aérienne supérieure des précédentes.

Digitized by Google

§ 2. — Parcours des faisceaux.

Les divers segments (*) composant une tige quelconque constituent autant de régions homologues qui se distinguent cependant par certaines particularités. Il convient donc de signaler d'abord les caractères généraux des segments chez le *Tradescantia virginica,* caractères qui semblent d'ailleurs communs à toutes les Commélinées.

I. — *Caractères généraux.*

A. Catégories de faisceaux. — En passant de la feuille dans la tige, les faisceaux suivent librement un trajet plus ou moins long, puis ils perdent leur individualité en s'unissant à d'autres faisceaux. Dans la première partie de leur parcours, ils portent le nom de faisceaux *foliaires* ou *sortants ;* dans la seconde, ils portent le nom de faisceaux *anastomotiques* ou *réparateurs.* Un entrenœud quelconque du *Tradescantia* contient toujours des représentants de ces deux catégories. Une troisième catégorie est formée par les faisceaux provenant d'un bourgeon axillaire : ce sont les faisceaux *gemmaires.*

1° *Faisceaux foliaires :* Parmi les faisceaux foliaires d'un segment quelconque, il faut rechercher avec un soin tout particulier ceux qui se rendent dans la feuille de ce segment : ils constituent la *trace foliaire.* Les autres faisceaux foliaires contenus dans ce même segment sont destinés à l'une des feuilles situées plus haut.

Dans un entrenœud de *Tradescantia,* l'ensemble des faisceaux d'une trace foliaire affecte une forme étoilée (fig. 121, 131 et 134). D'après leur position et aussi d'après leur mode de terminaison dans la tige, comme il sera expliqué bientôt, ces faisceaux sont les uns *internes* (ceux qui occupent

(*) Je désigne par le terme « segment de tige » ou « segment caulinaire » chaque nœud avec l'entrenœud qui précède. Cette définition me semble préférable à celle que j'ai donnée autrefois (**65**, p. 2), parce que la structure de l'entrenœud qui surmonte le nœud qu'on envisage dépend de la feuille qui vient après.

Digitized by Google

les angles rentrants de l'étoile) et les autres *externes* (ceux qui occupent les angles saillants de l'étoile).

Tous les faisceaux foliaires seront désignés par un symbole rappelant la place qu'ils occupent dans la tige et le rôle qu'ils remplissent comme nervures dans la feuille. Ainsi le faisceau foliaire *médian* sera désigné par M, les faisceaux *latéraux* seront désignés par L,les faisceaux *intermédiaires* (*) par i, les faisceaux *marginaux* par m. Une trace foliaire ne comprend qu'un seul faisceau médian, que deux faisceaux latéraux, mais le nombre des faisceaux intermédiaires et des faisceaux marginaux est variable. Ces faisceaux sont d'ailleurs de divers ordres : il faudra donc les désigner par i, i', i''... et par m, m', m'', m'''... (**).

Un chiffre placé en exposant indiquera le numéro de la feuille qui doit recevoir ces faisceaux (***).

L'étendue des faisceaux foliaires est variable : il y a des faisceaux foliaires *longs* (le M, les L, parfois les i, les m et certains m') qui parcourent librement la longueur d'un ou plusieurs entrenœuds; des faisceaux foliaires *courts* (les i, les m, m', m'' et m''') qui ne parcourent librement que la longueur d'un entrenœud au plus. Certains de ces derniers sont quelquefois si courts qu'ils ne sont visibles qu'au moment de leur sortie.

2° *Faisceaux anastomotiques :* ils doivent être considérés comme des sympodes résultant de la fusion des extrémités inférieures des foliaires. Ils sont les uns internes, les autres externes. Les anastomotiques *internes* se trouvent dans l'espace circonscrit par la trace foliaire (fig. 121, 131 et 134) : ce sont les sympodes des foliaires internes. Les anastomotiques *externes*

(*) M. Quéva (**137**) a appelé *intermédiaires* « les faisceaux situés à droite et à gauche du faisceau médian, entre celui-ci et le faisceau latéral de chaque côté ».

(**) Dans un travail que j'espère pouvoir publier prochainement, j'exposerai des considérations générales sur la nomenclature des faisceaux. Cette nomenclature rationnelle a pour but de permettre d'homologuer sûrement les faisceaux des parties les plus diverses considérées au point de vue de l'anatomie comparée.

(***) Les feuilles comme les nœuds qui les portent seront *toujours* numérotés de bas en haut à partir de l'insertion de la tige. C'est le seul mode du numérotage admissible en morphologie, parce que c'est le seul qui permette d'homologuer les segments caulinaires provenant de tiges d'âge différent.

Digitized by Google

sont situés à l'extérieur de la trace foliaire et forment à la périphérie un cercle à peu près régulier (fig. 121, 131 et 134) : ce sont les sympodes des foliaires externes.

Dans les figures qui accompagnent ce travail, les faisceaux anastomotiques sont ceux qui n'ont reçu aucun symbole ou qui parfois ont été désignés par un simple numéro.

3° *Faisceaux gemmaires :* Il faut distinguer des gemmaires *internes* et des gemmaires *externes*. Dès leur entrée dans la tige mère, les premiers s'unissent aux faisceaux anastomotiques internes, les seconds aux anastomotiques externes. Les gemmaires ne sont donc apparents qu'au nœud (*). Dans les figures, la lettre G désignera les faisceaux gemmaires.

B. Nombre des faisceaux. — Le nombre des faisceaux contenus dans un segment est très variable. A ce point de vue, il y a lieu de reconnaître neuf modèles de segments caractérisés par le nombre des faisceaux composant la trace foliaire.

MODÈLES.	Désignation des faisceaux de la trace foliaire.	LEUR NOMBRE.
I.	*m* L *i* **M** *i* L *m*	7
II.	*m'* *m* L *i* **M** *i* L *m* *m'*	9
III.	*m'* *m m'* L *i* **M** *i* L *m' m* *m'*	11
IV.	*m''* *m'* *m m'* L *i* **M** *i* L *m' m* *m'* *m''*	13
V.	*m''* *m' m''* *m m'* L *i* **M** *i* L *m' m m''* *m'* *m''*	15
VI.	*m''' m''* *m' m''* *m m'* L *i* **M** *i* L *m' m m''* *m'* *m'' m'''*	17
VII.	*m''' m''* *m' m''* *m m'* L *i' i* **M** *i i'* L *m' m m''* *m'* *m'' m'''*	19
VIII.	*m''' m''* *m' m''* *m m'* L *i' i i'* **M** *i' i i'* L *m' m m''* *m'* *m'' m'''*	21
IX.	*m''' m'' m'''* *m' m''* *m m'* L *i' i i'* **M** *i' i i'* L *m' m m''* *m' m'''* *m'' m'''*	23

(*) On sait que dans certaines plantes, les faisceaux gemmaires descendent, au contraire, dans les entrenœuds.

Digitized by Google

Pour caractériser un segment par le nombre des faisceaux qui constituent la trace foliaire, il faut considérer ce segment dans toute sa longueur. Il arrive assez souvent, en effet, que la trace foliaire est incomplète à un niveau donné : les faisceaux foliaires les plus grêles ne sont pas toujours individualisés dans l'entrenœud : on ne les voit parfois que dans le nœud, près du niveau de leur sortie.

Le nombre des autres faisceaux est dans un rapport assez constant avec celui des faisceaux de la trace foliaire. Très restreint dans le modèle I, il augmente progressivement dans les modèles suivants : il a été ainsi trouvé compris entre 6 et 70. Dans le *T. virginica,* le nombre total des faisceaux rencontrés par la section transversale d'un entrenœud est compris entre $7 + 16 = 13$ et $23 + 70 = 93$.

C. Parcours des faisceaux dans les tiges adultes. — Nous examinerons le parcours des faisceaux des diverses catégories.

1° *Faisceaux foliaires :* En passant d'une feuille dans la tige, les faisceaux foliaires se rapprochent plus ou moins du centre de la tige et sont ainsi les uns internes, les autres externes; ils se courbent vers le bas, puis descendent librement une étendue variable. Leur trajet est rectiligne dans les entrenœuds. Leur terminaison se fait toujours dans un nœud : les foliaires internes s'unissent à des anastomotiques internes, les foliaires externes à des anastomotiques externes.

2° *Faisceaux anastomotiques :* Dans les entrenœuds, leur course est rectiligne; aux nœuds, plusieurs d'entre eux se ramifient et s'anastomosent, les autres subissent seulement un léger déplacement.

3° *Faisceaux gemmaires :* Les internes, en pénétrant dans la tige mère, se portent les uns à droite, les autres à gauche du plan de symétrie et forment une ceinture gemmaire interne en contact avec les anastomotiques internes. Les externes se distribuent également à droite et à gauche et forment une ceinture gemmaire externe qui contourne extérieurement tous les anastomotiques externes de la tige, en touchant chacun de ces anastomotiques. En outre, certaines ramifications des gemmaires passent de la région interne à la région externe. Le nœud d'une tige renferme donc deux ceintures gemmaires concentriques réunies par des branches rayonnantes.

Digitized by Google

Trois exemples serviront à préciser cet énoncé général du parcours des faisceaux (*).

Premier exemple : Segment [3] de la tige principale (segment étroit).

La coupe transversale de l'entrenœud [3] (fig. 121) montre dix-huit faisceaux, savoir : une trace foliaire de sept faisceaux

$$(m\,\mathrm{L}\,i\,\mathrm{M}\,i\,\mathrm{L}\,m)^3;$$

le faisceau M^4; deux anastomotiques internes et huit anastomotiques externes.

Au nœud (fig. 122) (**), on voit la sortie de huit foliaires, un petit faisceau m' se détachant de l'un des anastomotiques externes pour se rendre immédiatement dans la feuille [3]. Ce petit faisceau qui complète la trace foliaire et rend la feuille légèrement asymétrique n'existe pas toujours. M^3 a parcouru la longueur de deux entrenœuds; les $(m\,\mathrm{L}\,i\,i\,\mathrm{L}\,m)^3$ ont parcouru un entrenœud seulement; le m' n'a pas de trajet libre dans la tige.

Le faisceau M^4 traverse le nœud en gardant son individualité.

Après la sortie des faisceaux de la feuille [3], des faisceaux nouveaux apparaissent de la façon suivante : les $(m'\,m\,\mathrm{L}\,\mathrm{L}\,m)^4$ se détachent des deux anastomotiques internes, en même temps que le M^5 et que deux nouveaux anastomotiques; au même niveau, les $(m'\,i\,i\,m')^4$ se détachent des anastomotiques externes en même temps que quatre nouveaux anastomotiques (fig. 122).

Cette même figure montre aussi les deux ceintures gemmaires réunies l'une à l'autre par quelques gemmaires rayonnants.

L'entrenœud [4] (fig. 123) contient vingt-sept faisceaux, savoir : une trace foliaire de dix faisceaux

$$(m'\,m\,m'\,\mathrm{L}\,i\,\mathrm{M}\,i\,\mathrm{L}\,m'\,m)^4;$$

(*) Mes premières recherches sur le parcours des faisceaux dans les tiges du *T. virginica* remontent à 1888; elles ont été faites en collaboration avec M. Ed. Nihoul qui était, à cette époque, élève-assistant à l'Institut botanique. Je saisis cette occasion pour le remercier de l'aide qu'il a bien voulu me donner dans les patientes observations que nécessite la comparaison d'un grand nombre de coupes contenant de nombreux faisceaux.

(**) Cette figure, comme les figures 132 et 135, est une projection horizontale du nœud. Pour l'obtenir, toutes les coupes successives du nœud ont été dessinées à la chambre claire; tous les dessins ont ensuite été calqués sur une même feuille de papier transparent.

Digitized by Google

un M^5; quatre anastomotiques internes et douze anastomotiques externes. Le segment [4] est donc plus compliqué que le segment [3], comme on le constate d'une façon constante dans toutes les tiges principales.

Deuxième exemple : segment [5] d'une tige primaire (segment de largeur moyenne et souterrain).

L'entrenœud [5] (fig. 131) contient trente-quatre faisceaux, savoir : une trace foliaire de douze faisceaux

$$(m'\,m\,m'\,L\,i\,M\,i\,L\,m'\,m\,m'\,m'')^5;$$

les faisceaux $(L\,M\,L)^6$; sept anastomotiques internes et douze anastomotiques externes.

Au nœud, sortie et réparation selon le type général (fig. 132). Les faisceaux $(L\,M\,L)^5$ ont parcouru deux entrenœuds; les autres sortants du nœud [5], un seul entrenœud.

Les foliaires déjà individualisés $(L\,M\,L)^6$ poursuivent leur course.

Les faisceaux nouveaux $(m'\,m\,m\,m'\,m'')^6$ et $(L\,M\,L)^7$ se détachent des anastomotiques internes, tandis que deux autres $(m')^6$ se détachent des anastomotiques externes en même temps que les deux faisceaux $(i)^6$.

Dans la figure 132, les deux ceintures gemmaires sont en outre parfaitement apparentes avec les gemmaires rayonnants.

L'entrenœud [6] (fig. 133) renferme trente-sept faisceaux, savoir : une trace foliaire identique à la précédente; trois faisceaux $(L\,M\,L)^7$; huit anastomotiques internes et quatorze anastomotiques externes. Le segment [6] est donc sensiblement pareil au segment [5].

On remarquera la place importante occupée, dans le segment [5], par l'unique faisceau m'', qui, après avoir traversé tout l'entrenœud [5], parcourt encore la longue gaine de la feuille [5] en faisant face au faisceau M. Dans le segment [3] de la tige principale (fig. 121 et 122), l'unique faisceau m' était beaucoup moins développé dans la tige; il n'avait d'ailleurs à parcourir qu'une gaine foliaire fort courte.

La figure 137 fait voir le parcours des faisceaux *externes,* tant foliaires qu'anastomotiques, dans trois segments consécutifs de la portion souterraine

Digitized by Google

d'une tige primaire. On y constate aisément l'origine des foliaires externes, le trajet des anastomotiques, la ceinture gemmaire qui à chaque nœud passe derrière eux (c'est-à-dire plus à l'extérieur), et enfin l'insertion d'un certain nombre de racines adventives (*).

Troisième exemple : Segment [11] d'une tige primaire (l'un des segments aériens les plus larges).

L'entrenœud [11] (fig. 134) contient quatre-vingt-neuf faisceaux, savoir : une trace foliaire de vingt et un faisceaux

$$(m''' m'' m' m'' m m' \mathrm{L}\, i' i i' \mathrm{M}\, i' i i' \mathrm{L}\, m' m m'' m' m'' m''')^{11};$$

dix faisceaux foliaires pour le segment suivant

$$(m' m \mathrm{L}\, i \mathrm{M}\, i i' \mathrm{L}\, m m')^{12};$$

dix-neuf anastomotiques internes; trente-neuf anastomotiques externes.

Les foliaires $(m' m \mathrm{L}\, i \mathrm{M}\, i \mathrm{L}\, m m')^{11}$ ont parcouru deux entrenœuds, les autres foliaires du segment [11] ont traversé un entrenœud seulement.

Un peu au-dessus de l'insertion de la feuille, deux $(m'')^{12}$ et les $(\mathrm{L\,M\,L})^{13}$ se détachent des anastomotiques internes, tandis que les $(m'' m' i' i' m' m'')^{12}$ se détachent des anastomotiques externes.

Dans le nœud [11], qui est l'un des plus complets, les faisceaux gemmaires forment encore deux ceintures bien visibles, mais les gemmaires rayonnants sont plus difficiles à apercevoir, parce qu'ils sont obliques : plusieurs coupes transversales successives en contiennent des fragments qui n'attirent pas l'attention. Par contre, les gemmaires forment à l'intérieur de la ceinture

(*) La figure 137 n'est pas un simple schéma du parcours des faisceaux externes ; elle représente une préparation de toute la région périphérique d'une tige souterraine évidée à l'emporte-pièce, éclaircie par un long séjour dans l'eau de Javelle, puis colorée et étalée. Cette préparation est vue par l'intérieur de la tige, de sorte que la ceinture gemmaire (figurée par des hachures horizontales) passe derrière les faisceaux; l'insertion des racines adventives est figurée en pointillé. Ces sortes de préparations sont très instructives, mais pour les utiliser il est indispensable de se livrer, au préalable, à l'examen attentif des coupes transversales successives dans des segments homologues.

Digitized by Google

interne des anastomoses plus nombreuses, qui constituent un véritable réseau dont les mailles laissent passer les principaux foliaires du segment[12] $(m'\ m\ \mathbf{L}\ i\ \mathbf{M}\ i\ i'\ \mathbf{L}\ m\ m')^{12}$ (fig. 135).

L'entrenœud[12] (fig. 136) renferme soixante-huit faisceaux, savoir : une trace foliaire de dix-huit faisceaux

$$(m''\ m'\ m''\ m\ m'\ \mathbf{L}\ i''\ i\ \mathbf{M}\ i'\ i\ i''\ \mathbf{L}\ m'\ m''\ m\ m'\ m'')^{12};$$

$(\mathbf{L}\ \mathbf{M}\ \mathbf{L})^{13}$; quinze anastomotiques internes et trente-deux anastomotiques externes. Le segment[12] est donc un peu moins complet que le segment[11].

Dans le segment[11], on remarquera l'existence de deux faisceaux m''' équivalents : la feuille[11] ne possédait pas de gaine. Au contraire, le segment[3] de la tige principale et le segment[5] de la tige primaire, possédant l'un et l'autre une gaine foliaire plus ou moins développée, contenaient un faisceau marginal unique m' ou m''. Ce faisceau, d'autant plus développé que la gaine est plus longue, était placé sensiblement en face du M.

La figure 139 représente la région périphérique étalée et rendue transparente d'un segment aérien (*). On y retrouve les faits signalés dans les segments souterrains moins l'insertion des racines adventives.

La comparaison des trois exemples précédents (confirmée par l'étude de nombreux segments de toutes provenances) prouve que tous les segments caulinaires appartiennent bien réellement à un même *type*, mais qu'ils réalisent divers *modèles* caractérisés :

1° Par l'augmentation du nombre des foliaires et des anastomotiques;

2° Par l'allongement du trajet des foliaires : c'est ainsi que les foliaires parcourant deux entrenœuds de longueur sont le M dans le segment[3], les L M L dans le segment[5], les $m'\ m\ \mathbf{L}\ i\ \mathbf{M}\ i\ \mathbf{L}\ m\ m'$ dans le segment[11] (aucun faisceau du *T. virginica* ne parcourt plus de deux entrenœuds);

3° Par la tendance que manifestent les foliaires externes à se rapprocher du centre et à devenir internes : dans le modèle I, tous les faisceaux intermédiaires et marginaux s'unissent à des anastomotiques externes; dans les

(*) Même remarque qu'à la page précédente en note.

Digitized by Google

modèles plus complets, plusieurs d'entre eux s'insèrent sur les anastomotiques internes. Ce passage de la catégorie externe à la catégorie interne se fait graduellement dans l'ordre suivant : d'abord les *m*, puis les *m'* les plus voisins du bord de la feuille, puis les *i*, puis enfin les *m''* les plus rapprochés du bord de la feuille.

D. Parcours des faisceaux dans le sommet végétatif : Ce parcours a été étudié, comme celui des tiges adultes, par la méthode des coupes transversales successives. Les matériaux consistaient en bourgeons d'âges divers, détachés du rhizome.

Dans l'un de ces bourgeons, l'entrenœud ^{6} (*) contenait trente-sept faisceaux, tous à l'état procambial (fig. 140) : une trace foliaire complète

$$(m'\ m''\ m\ m'\ \mathrm{L}\ i\ \mathrm{M}\ i\ \mathrm{L}\ m'\ m\ m''\ m'\ m'')^{6},$$

$(\mathrm{L\,M\,L})^{7}$, six anastomotiques internes et quatorze anastomotiques externes. A partir de cette coupe, le trajet des faisceaux externes, tant foliaires qu'anastomotiques, a été suivi avec le plus grand soin et représenté par la figure 141, dans laquelle la position des foliaires internes a été, en outre, indiquée par un point à l'endroit de leur sortie. On peut constater dans ce dessin :

1° Que les bourgeons axillaires des nœuds ^{6} à ^{10} n'étant pas encore formés, il n'existe pas de ceintures gemmaires à ces nœuds;

2° Que les anastomotiques externes de l'entrenœud ^{6} (désignés par les n^{os} 1 à 7 de chaque côté du médian) ne sont que les prolongements, vers le bas, des foliaires externes : ainsi les deux faisceaux n^{os} 1 des figures 140 et 141 correspondent aux faisceaux $(m')^{9}$; les deux n^{os} 2 correspondent à deux des $(m')^{7}$; les deux n^{os} 3 aux i^{8}; les deux n^{os} 4 aux deux autres $(m')^{7}$; les n^{os} 5 aux i^{9}; les n^{os} 6 aux i^{7}; les n^{os} 7 enfin aux $(m')^{8}$.

Les faisceaux foliaires d'un même segment n'apparaissent pas simultanément, mais au contraire successivement, selon l'ordre de leur importance. Dans un bourgeon tel que celui de la figure 141, il manque au moins deux

(*) Voir troisième note au bas de la page 64.

Digitized by Google

foliaires au nœud [7], quatre aux nœuds [8] et [9], huit au nœud [10]. En indiquant par des lignes pointillées ces foliaires futurs, on complète le parcours de façon à montrer les rapports qui, dans l'adulte, existent entre les foliaires externes et les anastomotiques externes. Cette reconstitution a été faite seulement dans la partie droite de la figure 141 pour laisser à la partie gauche son aspect réel à l'état jeune. Dans la partie droite, il est manifeste que les faisceaux marqués des nos 1 à 7 ne sont que les sympodes des foliaires externes.

II. — *Caractères spéciaux.*

Les divers segments d'une tige diffèrent entre eux par le degré de leur développement, c'est-à-dire par leur diamètre, par le nombre des faisceaux qu'ils contiennent et par l'ampleur de la feuille qu'ils portent. Ils réalisent d'une façon plus ou moins complète les modèles définis précédemment (voir tableau de la page 65).

Les segments correspondants de diverses tiges homologues diffèrent également par le degré de développement, ce qui tient aux conditions dans lesquelles les plantes ont végété. Ces conditions (température, humidité, aliments, lumière, etc.) ne sont jamais, dans la nature, identiques pour tous les individus, et même dans les cultures l'uniformité des conditions de vie est bien difficile à réaliser.

Les tableaux suivants résument l'organisation rigoureusement observée de trois tiges principales, de trois tiges primaires et de trois tiges secondaires, toutes florifères. Les colonnes de ces tableaux doivent être consultées de bas en haut. Elles renseignent, pour chaque segment, le nombre total des faisceaux et le nombre des faisceaux composant la trace foliaire. Pour une tige de chacune des trois catégories, la composition des traces foliaires a été en outre détaillée. Dans ce détail, les faisceaux indiqués entre ( ) n'étaient individualisés qu'au moment de sortir du nœud; ils n'existaient donc pas dans l'entrenœud au-dessous.

Le signe * désigne, pour chaque tige, les deux bractées foliiformes qui précèdent l'inflorescence.

Digitized by Google

Tiges principales.

N° des segments.	Tige *A*.		Tige *B*.		Tige *C*.		
	Total des faisceaux.	Trace foliaire.	Total des faisceaux.	Trace foliaire.	Total des faisceaux	Trace foliaire.	COMPOSITION DES TRACES FOLIAIRES.
8		11*		11*		11*	*m' m m' L i M i L m' m m'*
7	32	11*	30	11*	35	13*	*m' m m' L i i' M i' i L m' m m'*
6	30	11	36	11	37	13	*m' m m' L i' i M i i' L m' m m'*
5	28	11	32	11	35	13	*m' m m' L i (i') M (i') i L m' m m'*
4	23	11	27	9	26	10	*(m') m L i M i L m' m m'*
3	17	7	18	7	18	8	*m L i M i L m (m')*
2	12	7	17	7	15	7	*m L (i) M (i) L m*
1		6		7		7	*(m) L (i) M (i) L (m)*

Tiges primaires.

N° des segments.	Tige *D*.		Tige *E*.		Tige *F*.		
	Total des faisceaux.	Trace foliaire.	Total des faisceaux.	Trace foliaire.	Total des faisceaux.	Trace foliaire.	COMPOSITION DES TRACES FOLIAIRES.
15				11*		13*	*m'' m' m m' L i M i L m' m m' m'*
14			41	13*	50	15*	*m'' m' m'' m m' L i M i L m' m m'' m' m''*
13			46	15	67	18	*m'' m' m'' m m' L i' i i' M i i' L m' m m'' m' m''*
12		11*	47	17	89	21	*m'' m'' m' m'' m m' L i' i i' M i' i i' L m' m m'' m' m'' m'''*
11	36	11'	57	17	83	19	*(m''') m'' m' m'' m m' L (i') i M i (i') L m' m m'' m' m'' m'''*
10	42	16	58	15	76	19	*m''' m'' m' m'' m m' L (i') i i' M i L m' m m'' m' m'' m'''*
9	44	17	56	15	76	19	*(m''') m'' m' m'' m m' L (i') i M i (i') L m' m m'' m' m'' m'''*
8	40	15	50	15	64	17	*(m''') m'' m' m'' m m' L i M i L m' m m'' m' m'' m'''*
7	38	14	41	13	48	16	*m' m' m'' m m' L i M i L m' m m'' m' m'' m'''*
6	36	14	34	12	43	14	*m'' m' m m' L i M i L m' m m' m'' m'''*
5	32	12	29	10	36	12	*m' m m' L i M i L m' m m' m''*
4	29	10	23	8	30	12	*m' m m' L i M i L m' m m' m''*
3	25	10	21	8	25	10	*m' m L i M i L m m' m''*
2	19	6	16	6	21	8	*m L i M i L m m'*
1		2		2		2	*M L*

Digitized by Google

Tiges secondaires.

Nos des segments.	Tige G.		Tige H.		Tige I.		
	Total des faisceaux.	Trace foliaire.	Total des faisceaux.	Trace foliaire.	Total des faisceaux.	Trace foliaire.	COMPOSITION DES TRACES FOLIAIRES.
7						13*	*m'' m' m m'* L *i* M *i* L *m' m m' m''*
6					49	15*	*m'' m' m'' m m'* L *i* M *i* L *m' m m'' m' m''*
5				13*	47	19	*m'' m' m'' m m'* L *i' i (i')* M *(i') i (i')* L *m' m m'' m' m''*
4		11*	43	13*	45	18	*m'' m' m'' m m'* L *(i') i (i')* M *(i') i* L *m' m m'' m' m''*
3	43	13*	41	19	38	17	*m'' m' m'' m m'* L *i* M *(i') i (i')* L *m' m m'' m' (m'')*
2	37	16	35	14	34	14	*(m'') m' m m'* L *i* M *i* L *m' m (m'') m' (m'')*
1		7		7		7	*m* L *i* M *i* L *m*

Ces tableaux montrent que les segments successifs d'une tige quelconque contiennent un nombre de faisceaux qui va d'abord en augmentant lentement de bas en haut, puis en diminuant légèrement. Dans les tiges primaires, les segments les plus complets occupent à peu près le milieu de la région aérienne, bien que ce soit ordinairement au niveau du sol que ces tiges atteignent leur diamètre maximum.

D'une tige à une autre, les variations sont d'ordre biologique, c'est-à-dire qu'elles dépendent de la vigueur de la pousse. Un exemple frappant est offert par le segment[2] des tiges principales. La feuille de ce segment reçoit toujours sept faisceaux *m* L *i* M *i* L *m*. La section transversale de l'entre-nœud[2] montre cependant une structure assez variable, comme l'indiquent les figures 124, 125 et 126. Lorsque la germination s'est produite dans de bonnes conditions, l'entrenœud[2] vigoureux (fig. 124) contient dix-sept faisceaux, dont une trace foliaire complète (*m* L *i* M *i* L *m*)[2], un faisceau M[3], deux anastomotiques internes et sept anastomotiques externes (marqués par des chiffres). Lorsque la germination a été moins vigoureuse (fig. 125), il n'y a, au même endroit, que quatorze faisceaux, parce que les deux foliaires *i*

Digitized by Google

et l'un des foliaires *m* ne sont individualisés qu'au nœud; dans l'entrenœud, ils sont fusionnés à l'anastomotique voisin. Quand enfin la plantule a été chétive au moment de la formation du segment ^{2} (fig. 126), celui-ci renferme huit faisceaux seulement : les foliaires L M L sont seuls individualisés, les deux anastomotiques internes et le M ^{3} sont fusionnés en un seul faisceau, les quatre anastomotiques externes emprisonnent les foliaires *m i i m* qui ne se détachent qu'au nœud.

La comparaison des figures 124, 125 et 126, dessinées au même grossissement, montre bien que le nombre des faisceaux, c'est-à-dire leur degré d'individualisation, dépend du diamètre de la tige. Les notations inscrites sur ces figures expliquent suffisamment comment se fait la réduction. Dans les trois cas dont il s'agit ici, il a été constaté que la feuille ^{2} recevait réellement sept foliaires. D'autres cas intermédiaires entre les trois exemples figurés ont également été observés.

HISTORIQUE.

Les anatomistes ont à plusieurs reprises fixé leur attention sur la tige des Commélinées, mais ils se sont préoccupés surtout de celle des *Tradescantia* rampants qui contiennent un nombre de faisceaux relativement peu élevé. Ils se sont généralement accordés à considérer leur structure comme l'un des types principaux de l'organisation des Monocotylées. Toutefois, ce type a été différemment compris. Nous envisagerons la question à divers points de vue.

A. Catégories de faisceaux. — De nombreuses catégories de faisceaux ont été distinguées, mais nous n'avons à nous occuper ici que de celles qui présentent un intérêt général.

Lestiboudois (**100** et **101**), dans ses travaux d'anatomie (1840 et 1848), employait couramment les termes faisceaux *foliaires* et faisceaux *réparateurs* dans le sens qu'on accorde, aujourd'hui encore, à ces mots.

Ce n'est qu'en 1858 que **Nægeli** (**131**, p. 35) fit mention des faisceaux *communs*, des faisceaux *propres à la feuille* et des faisceaux *propres à la tige*.

Digitized by Google

Les premiers passent d'une feuille dans la tige et y descendent plus ou moins profondément pour s'unir enfin à des faisceaux semblables à eux mais provenant d'autres feuilles; ils réalisent ainsi une disposition sympodiale, à part le cas des premières feuilles d'une plantule ou d'un rameau (cas dans lequel le parcours est un peu différent). Les faisceaux communs comprennent donc généralement deux parties : l'une supérieure, plus ou moins longue, dans laquelle le faisceau est libre; l'autre inférieure, formant le sympode. On remarquera que la première partie du trajet représente un faisceau « foliaire » et que la seconde constitue un faisceau « réparateur » de Lestiboudois.

Les faisceaux propres à la feuille sont des « foliaires » qui s'anastomosent dès leur entrée dans la tige. Tels sont, par exemple, les faisceaux indiqués entre ( ) dans les tableaux reproduits pages 73 et 74. Nous savons aujourd'hui que tel faisceau qui n'a pas de trajet libre dans la tige, devient un véritable faisceau commun dès que la tige possède une largeur suffisante. On le constate aisément dans les tableaux ci-dessus. Les faisceaux dits propres à la feuille, ne méritent donc pas de constituer une catégorie à part.

Quant aux faisceaux propres à la tige, ils naissent les derniers et forment un réseau à mailles largement étendues. Nægeli reconnaît qu'ils n'existent pas toujours. Il est même à remarquer que la plupart des faisceaux qu'on rangeait dans cette catégorie ont été reconnus plus tard comme étant des faisceaux communs. Ainsi les faisceaux centraux des Pipéracées étaient considérés comme propres à la tige par Sanio (157) et Sachs (149, p. 754), mais Karsten (90), Weiss (208) et de Bary (3, p. 260) ont combattu cette opinion. Le même revirement s'est produit pour les Cucurbitacées. Seuls les faisceaux situés dans la moelle des *Begonia, Aralia,* etc..., sont encore appelés « propres à la tige » par de Bary (3, p. 263) : ce sont probablement des faisceaux gemmaires. Dans les Monocotylées à croissance diamétrale limitée, on n'a décrit comme propres à la tige que les faisceaux périphériques des Commélinées et de quelques *Potamogeton.* Je montrerai bientôt que ces faisceaux ne possèdent nullement ce caractère. Actuellement, il n'y a plus guère que les faisceaux secondaires des *Mirabilis, Phytolacca, Chenopodium, Yucca, Dracena,* etc..., auxquels on puisse appliquer le

Digitized by Google

qualificatif « propres à la tige ». Ces faisceaux sont évidemment d'une nature toute spéciale. Comme faisceaux primaires réellement propres à la tige on pourrait, semble-t-il, citer les faisceaux que j'ai nommés λ dans l'*Urtica dioïca* et les petits faisceaux que les auteurs appellent « intercalaires » dans la tige des *Clematis;* et encore ces faisceaux se différencient-ils tardivement et sont assez souvent dépourvus de trachées.

Certains auteurs désignent comme propre à la tige toute la partie sympodique des faisceaux communs, mais c'est manifestement une altération du sens primitif.

Quoi qu'il en soit, la nomenclature de Lestiboudois, antérieure à celle de Nægeli, me semble préférable à tous points de vue; elle a d'ailleurs été souvent usitée. On a parfois remplacé le terme faisceau *réparateur* par faisceau *caulinaire* (ce qui est peu avantageux), ou par faisceau *anastomotique.* Cette dernière expression indique bien la nature du faisceau et peut s'employer lorsqu'on suit le parcours de haut en bas et non plus de bas en haut, comme Lestiboudois. C'est pour ces motifs que je l'ai adoptée dans ce travail, mais il doit être entendu que les mots réparateur et anastomotique sont synonymes.

Hanstein (74) a désigné sous le terme *Blattspur* l'ensemble des faisceaux qui se rendent à une même feuille, en considérant cet ensemble comme « unité distincte ». Cette heureuse conception a été adoptée par la plupart des anatomistes allemands et par plusieurs auteurs français sous le nom de trace de feuille ou *trace foliaire.* Hanstein lui-même affirmait déjà que le nombre des traces foliaires, leur largeur, leur arrangement relatif, ainsi que la grosseur, la structure et le nombre des faisceaux qui les composent, donnent lieu à des différences anatomiques à peu près constantes pour chaque espèce.

B. Nombre des faisceaux.

Schleiden (164) a indiqué nettement, pour la première fois, que les différences d'épaisseur d'une même tige monocotylée sont dues à l'activité et à l'étendue variable du point végétatif. J'ai montré, dans mon mémoire sur l'*Urtica dioïca* (65, pp. 40, 92 et 218) que « l'augmentation du nombre des faisceaux primaires que l'on constate en s'élevant dans une tige

Digitized by Google

quelconque est corrélative à l'accroissement diamétral du sommet végétatif ». Le nombre des faisceaux varie de quatre à vingt dans l'*U. dioïca* et de treize à nonante-trois dans le *T. virginica*. Dans les deux plantes, le trajet des faisceaux se modifie en même temps que leur nombre.

Le phénomène étant général, il est évident que le parcours examiné dans une seule région ne peut pas donner une idée exacte de l'organisation d'une plante. Le *type* de cette organisation doit être déduit de l'étude de toutes les régions. Celles-ci réalisent divers états que j'ai désignés sous le nom de *modèles*, faute d'un terme meilleur. Chaque modèle de structure n'est que la réalisation plus ou moins complète d'un plan général, à peu près comme les modèles de dimensions diverses qu'un fabricant exécute en construisant des appareils d'après le type fondamental de son brevet.

Ces considérations ne doivent pas être perdues de vue lorsqu'on recherche les caractères anatomiques généraux d'une famille. Les tiges de *T. argentea* et de *T. albiflora* étudiées par Falkenberg et de Bary renferment un petit nombre de faisceaux et ne réalisent que des modèles incomplets. A ce point de vue, les grosses tiges du *T. virginica* et du *Dichorisandra ovata* sont bien plus démonstratives et bien plus convenables pour établir le véritable type structural des Commélinées.

C. Parcours des faisceaux.

1. **Falkenberg**, dans l'un des travaux les plus remarquables sur l'anatomie des Monocotylées, a distingué deux systèmes de faisceaux dans le *Tradescantia argentea* (*) (**51**, p. 117). Le premier système est constitué, d'après lui, par des faisceaux propres à la tige, c'est-à-dire ne se rendant jamais dans les feuilles; ils sont situés à la périphérie, marchent parallèlement dans les entrenœuds et s'anastomosent au nœuds. Le second système comprend les faisceaux qui proviennent des feuilles et qui, dans les entrenœuds, sont situés à l'intérieur; ils se reconnaissent ordinairement à une

(*) C.-B. Clarke, l'auteur de la Monographie des Commélinacées, dans les suites au Prodrome, cite le *T. argentea* Falkenb. comme *Species omnino nebulosa* (**21**, p. 309). Il s'agit probablement d'une plante à feuilles panachées de bandes longitudinales argentées, le *Zebrina pendula* Schnizl. Cette plante, très commune dans les serres, est plus connue sous le nom de *Tradescantia zebrina* ou de *Tradescantia tricolor* Hortul.

Digitized by Google

lacune aérifère contre leurs vaisseaux. Leur parcours est décrit de la façon suivante : de la base d'une feuille, ils se dirigent à peu près horizontalement dans la tige et y pénètrent plus ou moins vers l'intérieur; ils se courbent alors et descendent verticalement tout un entrenœud en constituant les faisceaux de la zone moyenne. Dans le nœud immédiatement inférieur, ils s'enfoncent plus profondément encore dans la tige et se confondent en partie les uns aux autres pour former le groupe des faisceaux centraux. Après avoir parcouru ainsi un second entrenœud, ils s'anastomosent finalement avec les faisceaux venant d'une feuille plus ancienne, à l'endroit où ces derniers s'enfoncent à leur tour dans le groupe central. Les faisceaux du second système mesurent donc généralement la longueur de deux entrenœuds, rarement d'un seul (voir 51, schéma de la pl. II, fig. 1).

Pour Falkenberg, ce parcours des faisceaux du *T. argentea* constitue le troisième type monocotylé qui comprend, outre les Commélinées, beaucoup de tiges aériennes de Liliacées, d'Orchidées, etc... Il est caractérisé par l'existence de faisceaux périphériques propres à la tige et par le fait qu'après avoir pénétré dans la région centrale, les faisceaux foliaires s'y anastomosent sans revenir vers l'extérieur, comme cela se présente dans les Palmiers, l'*Aspidistra*, le Maïs, etc...

Falkenberg admet implicitement que tous les faisceaux provenant des feuilles se comportent de la même manière, bien qu'ils pénètrent dans la tige plus ou moins vers l'intérieur et qu'ils puissent différer par leur longueur. Ce qu'il dit de leur trajet s'applique parfaitement aux faisceaux foliaires les plus gros, tels que le M, les L et les *m*. Mais nous avons constaté que d'autres foliaires tels que les *i* ou *i'*, certains *m'*, *m''* et *m'''* restent voisins de la périphérie, descendent un seul entrenœud pour s'anastomoser, dans le nœud inférieur, avec les faisceaux périphériques et non avec les faisceaux centraux. Il y a donc lieu de distinguer, comme nous l'avons fait dans ce travail à la page 63, des foliaires internes et des foliaires externes qui diffèrent par leur position, leur trajet et leur mode de terminaison.

D'autre part, les faisceaux périphériques que Falkenberg considère comme propres à la tige ne sont que les sympodes formés par l'union des

Digitized by Google

faisceaux foliaires externes. Le présent travail me paraît l'avoir suffisamment démontré. Un coup d'œil sur les figures 137 et 139 fait voir clairement que ces faisceaux prétendûment « propres à la tige » sont bien des faisceaux anastomotiques, c'est-à-dire des réparateurs au même titre que ceux d'un grand nombre de tiges dicotylées. Dans le sommet végétatif, figure 141, on peut se convaincre également que tous les faisceaux périphériques sortent dans les feuilles. Cette figure 141 ne diffère pas essentiellement de celles par lesquelles on représente le parcours au sommet de la tige dans des plantes très diverses.

Dans le *Tradescantia,* nous admettrons donc qu'il y a, non seulement des foliaires internes qui ne font pas retour à la périphérie et qui donnent naissance à des anastomotiques internes, mais encore des foliaires externes qui font réellement retour à la périphérie pour produire des anastomotiques externes. C'est ce qui donne à la tige des Commélinées son caractère spécial, sa trace foliaire étoilée, ses foliaires et ses anastomotiques de deux sortes.

2. **A. Guillaud,** dans un travail publié peu de temps après celui de Falkenberg, a décrit, dans les Monocotylées, six types dont le quatrième est représenté par le rhizome du *Tradescantia virginica.* Pour lui (69, pp. 20, 71 et 161) tous les faisceaux de ce rhizome proviennent des feuilles, mais appartiennent à deux ordres différents. Ceux de premier ordre, en pénétrant dans la tige, s'avancent beaucoup vers le centre, descendent parallèlement l'espace d'un ou deux entrenœuds et s'unissent finalement à des faisceaux semblables qui arrivent d'une feuille inférieure. Il n'y a pas de « décussation radiale », c'est-à-dire pas de retour à la périphérie. Les faisceaux de second ordre, plus nombreux que les précédents, restent à la périphérie, descendent dans l'entrenœud et se terminent en s'anastomosant à des faisceaux semblables à eux, c'est-à-dire périphériques. Des schémas (69, pl. VI, fig. 3 et 3′) expriment clairement l'agencement que l'auteur cherche à caractériser. Dans une note (69, p. 77) il avoue cependant qu'après un nouvel examen « il se pourrait que la distribution des faisceaux soit un peu plus compliquée ».

Guillaud a donc reconnu ce que nous avons nommé les foliaires internes et les foliaires externes, mais par contre, en simplifiant trop le schéma, il a

Digitized by Google

méconnu l'existence des anastomotiques internes et externes dont il ne fait mention ni dans le texte ni dans les figures.

Dans les nœuds, Guillaud a constaté (**69**, p. 73) « quelques faisceaux caulinaires anastomosés » réduits à un petit nombre de « cellules vasculaires transversales ». Ce sont vraisemblablement les indices de l'insertion des racines adventives : cette formation n'a rien de commun avec ce qui est généralement désigné par le nom de faisceaux caulinaires par opposition aux faisceaux foliaires; elle ne modifie en rien le plan général de l'organisation des Commélinées.

Falkenberg et Guillaud ont étudié le type Commélinées d'une façon indépendante et à peu près simultanée. Les interprétations qu'ils en ont données, quoique très différentes, se complètent en partie l'une l'autre. Néanmoins, les auteurs ultérieurs ont donné la préférence à celle de Falkenberg et ont reproduit ses idées sans y apporter de modifications sensibles.

3. **De Bary**, dans son célèbre *Traité d'anatomie comparée,* fait connaître le parcours des faisceaux dans une espèce de *Tradescantia* à faisceaux peu nombreux, le *T. albiflora* (*). Sa description est presque identique à celle de Falkenberg pour le *T. argentea*. Des deux figures qui accompagnent le texte, l'une (**3**, fig. 120) reproduit une coupe transversale, l'autre (fig. 119) représente le sommet d'une tige rendu transparent par la potasse. Les faisceaux périphériques que l'auteur considère comme « propres à la tige » sont figurés sans rapport aucun avec les foliaires. On sait aujourd'hui combien le procédé d'éclaircissement par la potasse d'un objet volumineux est inférieur à la méthode des coupes transversales successives. Dans la figure 119 du *Vergleichende Anatomie,* page 280, les faisceaux marqués *s* ne sont indiqués que dans leur portion déjà différenciée; plus haut, ils devaient se continuer à l'état procambial et *sortir* dans les feuilles jeunes du bourgeon terminal. La portion procambiale de ces faisceaux ne pouvait se

(*) D'après C.-B. Clarke (**21**, p. 294), ce nom est synonyme de *T. fluminensis* Vell. C'est ce dernier nom que S. Schönland a adopté, dans les *Natürlichen Pflanzenfamilien* de A. Engler et K. Prantl, en reproduisant l'une des figures de de Bary. Le *T. fluminensis* Vell. est souvent cultivé sous le nom de *T. viridis* Hortul.

Digitized by Google

voir dans une coupe longitudinale épaisse traitée par la potasse, mais elle est parfaitement reconnaissable dans les coupes transversales successives.

Comme Falkenberg, de Bary admet que tous les faisceaux foliaires ont un trajet identique. On a vu plus haut qu'il n'en est pas ainsi dans le *T. virginica*. En outre, j'ai tenu à m'assurer, par des recherches dont il sera rendu compte plus loin, que dans le *T. fluminensis* (= *T. albiflora*) il y a réellement des foliaires externes qui se prolongent inférieurement par les anastomotiques externes (= « stammeigenen Stränge » de de Bary) et des foliaires internes se terminant inférieurement en se jetant sur les anastomotiques internes (= « vereinten Stränge » de de Bary). J'ai constaté aussi que cette distinction de deux sortes de foliaires ne peut se faire dans une préparation rendue simplement transparente comme celle de la figure 119 du *Vergleichende Anatomie*, parce que les foliaires principaux, c'est-à-dire les internes, sont seuls suffisamment différenciés (*).

Dans plusieurs autres Commélinées, le parcours présente, d'après de Bary, les caractères essentiels de celui du *T. albiflora*, bien que le nombre des faisceaux soit notablement plus grand. L'auteur cite *Commelina agraria* Kth., *C. procurrens* Schl., *Tradescantia zebrina*, *T. virginica*, *Spironema fragrans*, *Dichorisandra thyrsiflora*, *D. oxypetala*, *Maravelia zeylanica*. Il ajoute cependant que le parcours y est plus compliqué et devrait être étudié plus minutieusement.

Quoi qu'il en soit, de Bary (3, p. 279) fait des Commélinées, auxquelles il adjoint certaines espèces de *Potamogeton*, un type d'organisation monocotylé spécial. Il insiste sur la présence, dans ces plantes, de faisceaux propres à la tige qui n'existeraient pas dans les autres Monocotylées. Je crois avoir démontré que ces faisceaux prétendûment « propres à la tige » sont dans les *Tradescantia* les anastomotiques des foliaires externes. Un de mes élèves, M. P. Donceel, a constaté, de son côté, que les quatre faisceaux prétendûment « propres à la tige » du *Potamogeton natans* sont les anastomotiques des faisceaux foliaires qui se rendent dans la gaine stipulaire

(*) Pour plus de détails concernant le *T. fluminensis*, voir plus loin l'« Annexe » insérée à la suite de cet « Historique ».

Digitized by Google

de la feuille (ligule). D'ailleurs, dans le *Potamogeton crispus,* de Bary lui-même (3, p, 284) a reconnu que les faisceaux correspondant par leur position et leur apparition tardive aux « stammeigenen Stränge » sont réellement en rapport avec deux foliaires latéraux. Ce *P. crispus* n'appartiendrait donc pas au type Commélinées comme le *P. densus.* Il me semble difficile d'admettre que diverses espèces d'un genre aussi naturel que celui des *Potamogeton* n'appartiennent pas à un même grand type d'organisation.

4. Les traités généraux de Botanique reproduisent, presque toujours, les idées de Falkenberg et de de Bary. Cependant M. **Van Tieghem** (194, p. 757) ne fait pas mention des faisceaux propres à la tige, bien qu'il décrive le trajet des faisceaux foliaires comme les auteurs allemands, en admettant avec eux l'uniformité de leur parcours. Sa description ne s'applique qu'aux foliaires principaux des Commélinées, à ceux qui s'unissent vers le centre et que nous avons nommés foliaires internes. Nous avons reconnu qu'il y a d'autres foliaires, les externes, qui se comportent autrement, puisqu'ils viennent se fusionner à la périphérie.

M. **Gérard** (58, p. 188) reconnaît dans le *T. virginica* trois groupes de faisceaux : le premier, externe, est appliqué contre le péricycle; le deuxième comprend quatre gros faisceaux internes; le troisième est intermédiaire. « On admet, dit-il, pour expliquer cette disposition, que les faisceaux foliaires cheminent d'abord parallèlement à l'axe, appliqués contre le péricycle, puis, qu'ils s'incurvent dans la moelle pour s'unir aux faisceaux médians qui ne quittent jamais la tige. » A ma connaissance, aucun auteur n'a admis, ni même proposé, cette interprétation d'après laquelle les faisceaux propres à la tige seraient non plus les périphériques, mais les plus voisins du centre (ceux que M. Gérard appelle improprement « médians » dans la phrase citée ci-dessus)! Il est d'ailleurs complètement inexact que tous les faisceaux périphériques d'un entrenœud soient les foliaires provenant de la feuille insérée au nœud suivant.

5. M. **O. Lignier,** dans une notice dont la portée me paraît très grande (104), a attiré l'attention des anatomistes sur l'importance du « système libéro-ligneux foliaire », qu'il a proposé de désigner sous le nom de « mériphyte » (108). Les rapports et, par suite, les contacts entre les

Digitized by Google

faisceaux des divers systèmes libéro-ligneux foliaires varient en même temps que les positions relatives et que la forme de ces systèmes. Il a montré, par de nombreux exemples (**106**), que le parcours des faisceaux subit, dans deux genres ou dans deux espèces voisines et même dans les diverses régions d'une seule tige, des modifications corrélatives aux variations phyllotaxiques. C'est ce qui explique que l'arrangement des faisceaux dans la tige n'a pas fourni jusqu'ici, pour la classification, des résultats en rapport avec les efforts accomplis. Tel est aussi l'avis d'un anatomiste éminent dont la science déplore la perte récente, J. Vesque (**200**, p. LXXI).

D'après M. Lignier, il faut comparer d'abord, non le parcours des faisceaux, mais l'arrangement des faisceaux dans le système libéro-ligneux foliaire; l'étude des contacts ne doit intervenir qu'en second lieu.

Ce conseil me paraît sage. Aussi me suis-je abstenu, dans ce travail, de détailler minutieusement toutes les ramifications et toutes les anastomoses dans les nœuds; j'ai attaché plus d'importance aux faisceaux foliaires qu'aux faisceaux anastomotiques, et pour la même raison j'ai noté avec soin la composition et la disposition des traces foliaires.

D. INSERTION DES BOURGEONS AXILLAIRES ET DES RACINES ADVENTIVES. — Le parcours rectiligne des faisceaux dans les entrenœuds contraste avec les nombreuses anastomoses qui constituent dans chaque nœud un diaphragme comparable à celui des Graminées.

Il y a longtemps que **Mohl** (**127**) a reconnu la formation relativement tardive des faisceaux qui, dans les nœuds de beaucoup de Monocotylées et de Dicotylées, apparaissent à travers toute l'épaisseur de la tige.

D'après **de Bary** (3, p. 328), les faisceaux transversaux des nœuds sont constitués par la ramification des faisceaux des racines adventives. Ainsi, dans le *Tradescantia albiflora* et le *Commelina agraria,* etc., le savant anatomiste allemand admet que le faisceau des racines pénètre horizontalement jusqu'au cercle formé par les faisceaux propres et là se partage en rameaux divergents qui s'anastomosent ensemble et constituent un anneau transversal peu élevé, entourant la périphérie de la tige. Mais dans d'autres espèces *T. zebrina, T. virginica, Maravelia agraria,* etc.), cet anneau de faisceaux anastomosés envoie, en direction centripète, de nombreuses rami-

Digitized by Google

fications qui s'étendent à travers tout le nœud et s'anastomosent avec les faisceaux de la tige et ceux du bourgeon. Il en résulte un réseau semblable à celui des nœuds des Graminées.

Falkenberg cependant (51, p. 188) avait déjà montré que dans le *Panicum* le réseau traversant le nœud n'est pas en relation avec les racines adventives qui manquent entièrement dans la partie supérieure de la tige. Chez d'autres plantes, il avait constaté également que l'adjonction des racines adventives est d'une importance minime pour la complication du squelette nodal, puisque là même où les racines sont localisées aux nœuds, le faisceau des racines n'entre en relation qu'avec les faisceaux foliaires superficiels.

Dans les Commélinées, Falkenberg a signalé une ceinture anastomotique unissant les faisceaux périphériques, ainsi que des anastomoses entre ces faisceaux périphériques et les faisceaux foliaires.

Trécul, recherchant le mode d'insertion des racines adventives du *Tradescantia zebrina,* prétend que ces organes naissent « sur un faisceau horizontal et circulaire situé à la base de chaque mérithalle » (180, p. 317, fig. 3, 4 et 5, pl. XV). Ce faisceau horizontal et circulaire est évidemment notre ceinture gemmaire externe.

M. **Mangin** (110, p. 325) a soutenu, comme Falkenberg, que les racines des Commélinées, de même que celles des Graminées, restent étrangères à la constitution du diaphragme des nœuds de la tige. Dans le *Zebrina discolor* (*), en particulier, le réseau diaphragmatique est indépendant des racines, « car, d'une part, dit-il, celles-ci occupent, sur la circonférence des places indéterminées, tandis que les rameaux centripètes reliant les faisceaux extérieurs aux faisceaux centraux ont une situation fixe, et, d'autre part, l'insertion des racines est située au-dessus du plan formé par ce réseau, plan qui coïncide avec le plan de sortie des faisceaux foliaires et

(*) Ce nom ne figure pas dans la Monographie de C.-B. Clarke. D'après M. Mangin (110, p. 328 en note), il s'appliquerait au *Tradescantia zebrina* étudié par Trécul (180). Il s'agirait donc de la plante qui doit se nommer maintenant *Zebrina pendula* Schnizl. Cet exemple, comme bien d'autres semblables, montre combien il est désirable que les anatomistes s'assurent de la détermination exacte des plantes dont ils s'occupent.

Digitized by Google

des faisceaux destinés au bourgeon. Le *Cyanotis villosa* et le *Tradescantia virginica* ont confirmé ces observations. »

D'après M. Mangin, l'étude de l'évolution des tissus vient appuyer l'examen des tissus à l'état durable. Cet auteur a, en effet, recherché l'origine des cordons de procambium qui préparent la formation du réseau diaphragmatique. « Ces cordons de procambium, au lieu d'apparaître d'abord sous la base des racines, comme cela devrait être si ces organes avaient quelque influence sur leur évolution, apparaissent d'abord au centre de la tige et progressent en direction centrifuge, pour atteindre, en dernier lieu, à la périphérie du corps central, les faisceaux communs (*) » (**110**, p. 329).

Les cordons de procambium dont Mangin a suivi la progression centrifuge se différencient ultérieurement en cordons libéro-ligneux. Ce sont ceux que j'ai appelés « gemmaires rayonnants » et que j'ai, moi aussi, considérés comme sans rapport avec l'insertion des racines.

« Chez toutes les Commélinées, conclut M. Mangin (p. 329), le réseau radicifère (**) forme seulement un anneau entourant le corps central et situé un peu au-dessus du bourgeon et de l'insertion des feuilles. » (Voir **110**, fig. 58 et 59, pl. XIV.)

Mes observations sur les *Tradescantia virginica* et *fluminensis* permettent d'élucider la question si controversée des diaphragmes nodaux des Commélinées. Il faut distinguer, dans ces diaphragmes, deux éléments constitutifs :

1° *Insertion du bourgeon axillaire.* — Elle se fait par un *réseau gemmaire* qui comprend deux ceintures concentriques réunies par quelques branches rayonnantes : la ceinture gemmaire interne, qui n'est que le

(*) Dans son mémoire, M. Mangin désigne par ce terme « faisceaux communs » tous les faisceaux autres que ceux du réseau radicifère. Dans le cas présent, il s'agit des « stammeigenen Bündeln » de de Bary, c'est-à-dire de nos faisceaux anastomotiques externes.

(**) M. Mangin désigne sous le nom de « réseau radicifère » un ensemble de petits faisceaux libéro-ligneux formés d'éléments vasculaires courts, qui se différencient tardivement. Ces faisceaux sont anastomosés en un réseau enveloppant le corps central sur une étendue variable; ils servent d'intermédiaire entre les racines adventives et les faisceaux de la tige.

Digitized by Google

prolongement des faisceaux internes du bourgeon, est en contact avec les faisceaux anastomotiques internes de la tige mère; la ceinture gemmaire externe, qui fait suite aux faisceaux externes du même bourgeon, est au contraire en rapport avec les faisceaux anastomotiques externes de la tige mère. C'est ce que démontrent nos figures 122, 132 et 135, ainsi que les figures 137 et 139, dans lesquelles les ceintures gemmaires sont indiquées par des bandes hachurées horizontalement. Une autre preuve importante résulte de l'absence des ceintures gemmaires et des branches rayonnantes dans les nœuds jeunes encore, avant l'apparition du bourgeon axillaire (fig. 141 et 146).

Le mode d'insertion des bourgeons dans les Commélinées a été jusqu'ici méconnu. Falkenberg seul (51, p. 183) en a donné une explication qui se rapproche de celle exposée ici.

M. Mansion (111), le premier à ma connaissance, a décrit dans le *Thalictrum flavum* une ceinture gemmaire qui contourne tous les faisceaux au nœud de la tige mère. Cette plante ne possède pas de ceinture gemmaire interne, ni de gemmaires rayonnants.

2° *Insertion des racines adventives.* — Les racines adventives prennent naissance à un niveau un peu supérieur à celui de la ceinture gemmaire externe. Chacune d'elles s'insère sur cette ceinture en même temps que sur les faisceaux anastomotiques externes de la tige mère. L'insertion se fait par l'intermédiaire de vaisseaux tortueux, moniliformes et étalés en éventail (représentés en pointillé dans la fig. 137). La figure 138 représente une portion grossie davantage de la figure précédente : elle montre bien l'insertion d'une racine entre les faisceaux anastomotiques externes (éléments longitudinaux), au-dessus de la ceinture gemmaire externe (éléments transversaux). Les vaisseaux tortueux et moniliformes de cette insertion sont formés de cellules vasculaires très courtes et rayées.

On voit donc combien était peu fondée l'opinion de de Bary, qui attribuait la formation du réseau diaphragmatique nodal à la ramification des faisceaux des racines et à leur pénétration dans le nœud de la tige. Falkenberg fut plus heureux en soutenant que dans les Monocotylées, d'une façon générale, les racines adventives ne compliquent guère la structure de la tige, même

Digitized by Google

dans les parties souterraines. Les éléments anatomiques des racines, disait-il, ne pénètrent jamais à l'intérieur du cylindre central de la tige et le parcours des faisceaux foliaires n'est jamais altéré par eux.

M. Mangin, en partageant une partie des idées de Falkenberg, a cependant fait une part trop large au « réseau radicifère » des Commélinées. Son réseau radicifère en forme d'anneau est certainement la ceinture gemmaire externe, car la disposition qu'il décrit s'observe à tous les nœuds, même dans ceux qui sont situés dans la partie supérieure des tiges aériennes dressées, nœuds qui ne contiennent pas la moindre trace latente de racines adventives. Les quelques vaisseaux tortueux et étalés en éventail, dans les nœuds souterrains, méritent à peine le nom de réseau radicifère.

Des deux éléments constitutifs d'un diaphragme nodal chez les Commélinées, le premier, le réseau gemmaire, est principal et constant; le second, l'insertion des racines adventives, est toujours peu considérable et n'existe que dans le rhizome.

E. Type Commélinées. — Mes recherches sur les *T. virginica* et *T. fluminensis,* comme aussi la discussion qui précède, sont de nature, me semble-t-il, à mieux faire comprendre un type d'organisation auquel les anatomistes ont été unanimes à attacher une grande importance.

Dans le type Commélinées, les faisceaux d'une même feuille, en entrant dans la tige, se rapprochent plus ou moins du centre et descendent librement jusqu'à une distance variable. Ce qui caractérise surtout les Commélinées, c'est que les faisceaux foliaires ne retournent pas tous à la périphérie : ceux qui ont pénétré le plus vers l'intérieur (foliaires internes) se rencontrent et s'unissent en sympodes (anastomotiques internes); les autres (foliaires externes) reviennent à la périphérie et s'unissent là en sympodes (anastomotiques externes). La trace foliaire comprend donc des faisceaux les uns internes, les autres externes, d'où sa forme étoilée dans les coupes transversales.

Par suite de l'accroissement intercalaire des entrenœuds, le trajet des faisceaux est rectiligne dans ces régions, toutes les courbures et déplacements des faisceaux s'opérant dans les nœuds. Ceux-ci renferment en outre deux ceintures gemmaires reliées par des branches rayonnantes.

Digitized by Google

Ainsi le type Commélinées doit être considéré comme une modification du type général des Monocotylées résultant du rapprochement des faisceaux et de leur union en anastomotiques disposés en deux groupes parfaitement distincts, l'un interne, l'autre externe. Falkenberg a signalé dans l'*Epipactis* et l'*Hedychium* certaines dispositions qui, pour lui, établissent le passage du type Palmiers au type Commélinées (**51**, p. 179).

D'ailleurs, dans les Palmiers, les *Yucca* et les *Pandanus,* les faisceaux foliaires ne gardent pas, dans la partie de leur trajet qui est la plus rapprochée du centre de la tige, une individualité aussi complète qu'on l'admet généralement d'après le schéma classique. Lestiboudois a constaté et nettement représenté (**100**, pl. XVII, XVIII et XXI) les anastomoses qui se produisent le long d'un faisceau foliaire, dans la région centrale de la tige. Ces faits sont certainement en relation avec la diversité de structure des faisceaux aux différents niveaux de leur parcours, comme Mohl a été le premier à le signaler.

Il est très difficile de tracer un schéma quelque peu fidèle d'une tige monocotylée, parce que tous les faisceaux foliaires ne sont pas identiques. Falkenberg et Guillaud ont trop simplifié leurs schémas, le premier (**51**, pl. II, fig. 1) en figurant tous les foliaires pareils, le second (**69**, pl. VI, fig. 3) en supprimant les anastomotiques. Il ne faut pas perdre de vue non plus que le parcours se modifie avec le nombre des faisceaux de la trace foliaire. Le schéma subira donc des variations selon le segment considéré, la tige choisie et l'espèce envisagée.

Pour un segment du modèle III, tel qu'il est ordinairement réalisé dans la portion souterraine des tiges du *T. virginica* adulte, on peut tracer un schéma tel que celui de notre figure **129**. On y reconnaîtra aisément des foliaires internes et externes, ainsi que des anastomotiques internes et externes. Les foliaires externes ne parcourent qu'un seul entrenœud; les foliaires internes traversent soit un, soit deux entrenœuds. La figure suivante représente le schéma de la section transversale d'un entrenœud : une trace foliaire étoilée occupe l'espace compris entre deux cercles de faisceaux anastomotiques; les trois principaux faisceaux de la trace foliaire suivante existent en outre à ce niveau déjà.

Digitized by Google

Ces sortes de schémas ne peuvent donner qu'une idée générale assez imparfaite du parcours; il est préférable de recourir à des projections horizontales telles que celles de nos figures 122, 132 et 135, et à des préparations comme celles des figures 137 et 139.

Divers auteurs, notamment de Bary (3, pp. 261 et 279), Van Tieghem (194, p. 758), ont trouvé des analogies entre le parcours des Commélinées et celui des Pipéracées. Cette dernière famille a été soumise à des recherches assez complètes par Sanio (157), Weiss (208) et M. Debray (26). Après avoir pris connaissance de ces travaux, ainsi que de quelques notes qui m'ont été gracieusement communiquées par M. O. Lignier, j'ai fait des observations sommaires sur le *Piper nigrum*.

Il ne peut être question de discuter ici à fond les rapprochements qu'on peut faire entre diverses familles. Je me bornerai donc à dire que l'analogie des Commélinées avec les Pipéracées m'a paru assez lointaine et de nature à n'altérer en rien le caractère essentiellement monocotylé de l'organisation des premières. Une différence très grande se manifeste d'ailleurs dans la forme des traces foliaires. Tandis que dans les Commélinées la trace foliaire est toujours étoilée, dans les Pipéracées elle affecte la forme d'un cercle régulier, parce que les faisceaux destinés à la feuille prochaine sont tous périphériques.

Digitized by Google

ANNEXE.

PARCOURS DES FAISCEAUX DANS LA TIGE DU TRADESCANTIA FLUMINENSIS Vell.

Le type Commélinées, tel qu'il est compris par les auteurs, résulte des études de Falkenberg et de de Bary sur deux espèces de *Tradescantia* à tige rampante contenant un nombre relativement restreint de faisceaux. J'ai cru devoir faire un examen approfondi du parcours des faisceaux dans l'une de ces espèces, afin de m'assurer si leur organisation concorde avec celle du *T. virginica*.

Le *T. fluminensis*, étudié par de Bary sous le nom de *T. albiflora*, est fréquemment cultivé dans les serres où il est généralement nommé *T. viridis* (*). Il sert également à l'ornementation des suspensions et des corbeilles d'appartement. Sa tige, assez grêle, est longuement rampante et peut produire des racines adventives à tous ses nœuds. Des bourgeons axillaires se développent en longues tiges en tout semblables à la tige mère. La multiplication se fait aisément par le bouturage d'une portion de tige quelconque. La floraison s'observe rarement et nous en verrons plus loin la raison. L'inflorescence est terminale.

1. Nombre des faisceaux. — Près de deux cents segments ont été examinés attentivement. La trace foliaire se compose de deux à quinze faisceaux, savoir :

2 foliaires. . . .	M L	(**)
6 foliaires. . . .	L i M i L m	(fig. 142).
7 foliaires. . . .	m L i M i L m	
8 foliaires. . . .	m L i M i L m m'	
9 foliaires. . . .	m L i M i L m' m m'	(fig. 143).
10 foliaires. . . .	m' m L i M i L m' m m'	
11 foliaires. . . .	m' m L i M i L m' m m' m''	(***)
12 foliaires. . . .	m' m m' L i M i L m' m m' m''	
13 foliaires. . . .	m' m m' L i M i L m' m m'' m' m''	(fig. 144).
15 foliaires. . . .	m'' m' m m' L i M i L m' m m'' m' m'' m'''	

(*) Voir note au bas de la page 81.

(**) S'observe seulement dans le segment 1, celui qui porte la préfeuille.

(***) On trouve rarement : m' m m' L i M i L m' m m'.

Digitized by Google

La trace foliaire est inéquilatère, c'est-à-dire qu'elle comprend deux moitiés inégales, la plus petite étant tournée vers le sol. Très exceptionnellement, elle est équilatère, mais même dans ce cas les autres faisceaux sont distribués asymétriquement par rapport au plan médian du segment.

Les faisceaux de la trace foliaire sont les uns internes, les autres externes et sont disposés en étoile irrégulière comme dans le *T. virginica.* Il y a également des faisceaux anastomotiques externes en nombre sensiblement égal à celui des foliaires, et des faisceaux anastomotiques internes dont le nombre oscille de trois à six.

Le premier segment présente des caractères particuliers : il porte une préfeuille bicarénée recevant un faisceau médian et un faisceau latéral seulement. Son entrenœud, toujours très court, contient un nombre relativement élevé de faisceaux anastomotiques.

Le tableau suivant résume la structure de quatres tiges minutieusement scrutées depuis leur insertion jusqu'à leur sommet.

TRADESCANTIA FLUMINENSIS Vell.

Segments.	TIGE *A.*				TIGE *B.*				TIGE *C.*				TIGE *D.*			
	Foliaires.	Anastomotiques externes.	Anastomotiques internes.	TOTAUX.	Foliaires.	Anastomotiques externes.	Anastomotiques internes.	TOTAUX.	Foliaires.	Anastomotiques externes.	Anastomotiques internes.	TOTAUX.	Foliaires.	Anastomotiques externes.	Anastomotiques internes.	TOTAUX.
1	2	15	5	22	2	13	5	20	2	7	4	13	2	8	5	15
2	8	8	3	19	8	8	3	19	6	6	3	15	6	7	3	16
3	9	9	3	21	9	8	3	20	6	7	3	16	7	7	3	17
4	9	9	3	21	9	10	3	22	7	6	3	16	8	7	3	18
5	9	10	4	23	10	12	4	26	7	8	3	18	8	8	4	20
6	10	9	4	23	10	11	4	25	7	7	3	17	8	9	3	20
7	10	11	4	25	10	12	4	26	8	7	3	18	9	9	3	21
8	10	10	4	24	11	11	4	26	8	7	3	18	9	9	3	21
9	10	11	4	25	10	10	4	24	8	8	3	19	9	9	4	22
10	10	9	4	23	10	10	5	25	8	7	3	18	9	9	4	22

Digitized by Google

Segments.	TIGE *A*.				TIGE *B*.				TIGE *C*.				TIGE *D*.			
	Foliaires.	Anastomotiques externes.	Anastomotiques internes.	TOTAUX.	Foliaires.	Anastomotiques externes.	Anastomotiques internes.	TOTAUX.	Foliaires.	Anastomotiques externes.	Anastomotiques internes.	TOTAUX.	Foliaires.	Anastomotiques externes.	Anastomotiques internes.	TOTAUX.
11	10	10	4	24	10	11	4	25	8	9	3	20	9	9	4	22
12	10	10	5	25	11	11	5	27	9	8	3	20	9	9	4	22
13	10	11	5	26	10	11	5	26	9	8	3	20	9	10	4	23
14	10	10	5	25	10	12	5	27	9	8	3	20	9	9	4	22
15	11	12	5	28	10	11	4	25	8	7	3	18	9	9	4	22
16	10	11	5	26	10	9	5	24	7	7	3	17	9	10	4	23
17	10	11	5	26	10	12	5	27	7	7	4	18	9	10	4	23
18	10	11	5	26	11	11	5	27	7	8	3	18				
19	10	10	5	25	11	12	5	28	8	8	3	19				
20	11	11	5	27	11	12	4	27	8	8	3	19				
21	11	10	5	26	10	9	5	24								
22	11	11	6	28	10	10	4	24								
23	10	11	6	27	10	10	5	25								
24	11	11	6	28	10	11	5	26								
25	11	11	5	27	9	10	4	23								
26	10	11	5	26	10	10	4	24								
27	11	11	6	28	10	10	4	24								
28	11	10	5	26	10	11	4	25								
29	11	12	6	29	10	10	4	24								
30	11	12	6	29	10	11	4	25								
31	11	12	6	29	9	9	3	21								
32					9	9	4	22								
33					9	11	4	24								
34					8	10	4	22								
35					8	9	4	21								

Digitized by Google

On remarquera d'abord que dans toutes les tiges l'augmentation du nombre des faisceaux, à mesure qu'on s'écarte de la base, se fait très lentement et avec de légères fluctuations.

La tige A s'était développée dans une serre froide, sur une tablette couverte de cendres; elle rampait horizontalement et s'était enracinée à presque tous ses nœuds. Elle mesurait près de $1^m,50$ de longueur et ne portait pas de fleurs. Considérée dans son ensemble, elle montre une gradation évidente qui va du deuxième au trente et unième segment.

La tige B, qui mesurait $1^m,25$ de longueur, avait été plantée au bord d'une tablette et pendait librement dans l'air sans produire de fleurs. Ses racines adventives n'avaient pu se développer qu'aux premiers nœuds. Son extrémité végétative, insuffisamment éclairée, se relevait avant d'avoir touché le sol. Dans cette tige, on observe une gradation du deuxième au dix-neuvième segment, puis une dégradation du vingtième au trente-cinquième segment. Ce phénomène s'explique par les conditions désavantageuses dans lesquelles la tige B s'est trouvée à partir du moment où elle fut insuffisamment nourrie et éclairée.

La tige C ne mesurait que $0^m,45$ de longueur et était très grêle. Elle s'était développée dans un endroit mal éclairé et rampait en s'élevant obliquement le long d'une rocaille. On constate, du premier au quatorzième segment, une gradation très lente, puis, à partir du quinzième segment, une tendance manifeste à une dégradation. Cette tige n'était pas florifère; son diamètre était si faible que dans les premiers segments les trois anastomotiques internes étaient fusionnés en un massif trilobé (fig. 142).

Enfin la tige D, non florifère aussi, était cultivée en appartement, non loin d'une fenêtre. Sa structure est remarquablement constante : à partir du septième segment, il y a neuf foliaires, et le nombre total des faisceaux ne dépasse pas vingt-trois.

A ces quatre tiges stériles j'ai pu comparer une portion de tige terminée par une inflorescence : elle provenait d'une plante vigoureuse qui, abandonnée à elle-même depuis longtemps, s'étalait horizontalement sur une

Digitized by Google

large tablette au milieu d'une serre chaude et bien éclairée (*). Le segment qui précède la hampe terminale contient trente et un faisceaux, savoir une trace foliaire de treize faisceaux : $m'' m' m'' m m' \mathrm{L}\, i\, \mathrm{M}\, i\, \mathrm{L}\, m' m m'$; il y a, en outre, treize anastomotiques externes et cinq anastomotiques internes (fig. 144, en comparant cette figure aux deux précédentes, on ne perdra pas de vue qu'elle est reproduite au grossissement de dix-neuf diamètres, tandis que les deux autres sont amplifiées trente-huit fois).

En rapprochant la structure de cette portion florifère de celle des tiges stériles étudiées précédemment, je suis amené à admettre que le *T. fluminensis* n'est apte à fleurir qu'après avoir produit des segments caulinaires contenant une trentaine de faisceaux, dont douze ou treize formant la trace foliaire. Ces segments ne prennent naissance que dans les plantes bien nourries et bien éclairées. Dès lors, on comprend la raison pour laquelle les plantes cultivées en corbeille ou en suspension ne fleurissent jamais. Dans ces conditions, les tiges sont trop peu vigoureuses et trop fréquemment bouturées. Chaque pousse axillaire débutant par une vingtaine de faisceaux ne progresse que très lentement et n'arrive pas à la vigueur nécessaire pour produire des hampes florifères (**).

(*) Je dois cet échantillon à l'obligeance de M. Lubbers, chef de cultures au Jardin botanique de Bruxelles. Cette heureuse circonstance m'a permis de déterminer exactement, d'après la monographie de C.-B. Clarke, le *T. viridis* des horticulteurs. Je saisis cette occasion pour remercier bien vivement M. Lubbers.

(**) Pour vérifier ces vues théoriques, la plante qui a fourni la tige *A* du tableau de la page 92 fut, à partir de l'été dernier, entretenue sans être soumise à un bouturage périodique comme on l'avait fait antérieurement. Elle reçut quelques doses d'engrais pour remédier à la stérilité de la cendrée où elle poussait. On veilla aussi à ce que ses tiges pussent s'étendre horizontalement et s'enraciner convenablement. La végétation prit bientôt une vigueur inaccoutumée, mais l'hiver malheureusement vint trop tôt la ralentir (la serre était peu chauffée). Au printemps de cette année, de nombreuses floraisons apparurent sur l'immense touffe qui couvrait 4 mètres carrés. L'examen anatomique a démontré que dans les tiges florifères de cette plante, les segments qui précèdent la hampe contiennent une trace foliaire composée de douze ou treize faisceaux ; le nombre total des faisceaux dans l'entrenœud de ces segments est compris entre vingt-neuf et trente et un.

Cette expérience a donc pleinement confirmé l'existence d'un rapport entre le nombre des faisceaux et l'aptitude du végétal à produire des fleurs. Je dis le nombre des faisceaux et non pas la vigueur de la végétation appréciée par l'aspect extérieur de l'appareil végétatif. En effet, lorsque les conditions de vie ne sont pas identiques, le parenchyme interfascicu-

Digitized by Google

2. Parcours des faisceaux. — J'ai étudié le parcours des faisceaux dans un grand nombre de segments divers et plus spécialement dans ceux qui contiennent vingt-deux faisceaux. Ces segments forment une région parfaitement comparable à celle décrite par de Bary (3, p. 279). Ce sont les

laire prend un développement très inégal qui donne aux organes une épaisseur et une surface fort différentes avec un nombre de faisceaux constant. Ainsi à Bruxelles, dans une serre chaude et humide, les entrenœuds contenant trente et un faisceaux avaient un diamètre de $3^{mm},5$; à Liége, dans une serre plus froide et plus sèche, les entrenœuds contenant trente et un faisceaux ne mesuraient pas 3 millimètres de diamètre.

Il ne faut pas oublier non plus que les segments les plus épais ne sont pas toujours ceux qui contiennent le plus grand nombre de faisceaux. Dans une même tige de *T. fluminensis*, j'ai noté des entrenœuds mesurant 4 millimètres d'épaisseur et contenant vingt-six faisceaux, tandis que plus haut des entrenœuds de 3 millimètres d'épaisseur à peine contenaient trente et un faisceaux. Nous avons vu déjà (p. 74) que dans les tiges primaires du *T. virginica* les segments les plus épais, situés au niveau du sol, ne sont pas ceux qui renferment le plus de faisceaux.

Pour juger de l'aptitude d'une plante à fleurir, la connaissance du nombre des faisceaux est donc nécessaire; l'aspect extérieur ne nous renseigne guère que sur le développement des tissus parenchymateux chez les Monocotylées, sur le développement des tissus secondaires chez les Dicotylées.

Une circonstance fortuite a montré, d'une façon frappante, l'importance qu'il faut attribuer au nombre des faisceaux au point de vue de la floraison. Dès la fin de l'été dernier, j'avais constaté, par l'examen anatomique de quelques entrenœuds, que la plante soumise à l'expérience dont il vient d'être rendu compte, serait bientôt apte à fleurir. L'abaissement de la température et la diminution de l'éclairage pendant l'hiver retardèrent l'apparition des fleurs. Les choses étant en cet état, des boutures furent données, en février, à un amateur habitant les Ardennes. Chaque bouture était constituée par une portion, longue de 15 centimètres, coupée à l'extrémité même des tiges reconnues capables de floraison. Or ces « boutures de tête », comme disent les jardiniers, mises en terre, se sont allongées d'une dizaine de centimètres, puis ont fleuri *dès le mois suivant;* à Liége, la plante-mère fleurissait quelques jours plus tard. Cette coïncidence est d'autant plus curieuse que la floraison du *T. fluminensis* ne s'était plus produite à Liége depuis plus de vingt ans.

Les boutures, prises au moment opportun, ont donc fleuri, cette année, avec 25 centimètres de tige, tandis que dans la touffe-mère (provenant elle-même d'une bouture faite dans d'autres conditions), la plupart des tiges florifères mesuraient 2 mètres de longueur. Les jardiniers ont souvent recours à la pratique du « bouturage des têtes » pour obtenir des plantes ornementales florifères de taille basse, dans les espèces les plus diverses. Ce qui précède explique leur procédé. De même, dans la greffe des semis d'orangers, on associe un rameau d'arbre adulte à la tige d'un sujet très jeune pour obtenir un nain. De même encore, le bouturage des rameaux orthotropes du lierre donne des arbustes florifères non rampants, dont le port diffère entièrement de celui des lierres rampants et non florifères. *(Note ajoutée pendant l'impression.)*

Digitized by Google

segments inférieurs des tiges vigoureuses et la plupart des segments des tiges grêles.

Les figures 147 et 148 représentent le développement graphique des segments ^{4}, ^{5}, ^{6} : la première indique le trajet des faisceaux externes, la seconde celui des faisceaux internes. Ces graphiques ont été obtenus par deux procédés de nature à se contrôler et à se compléter :

1° Coupes transversales successives dessinées et reportées au moyen d'un repère sur des horizontales parallèles ;

2° Tiges évidées à l'emporte-pièce, éclaircies, colorées, puis étalées et dessinées à l'aide d'un objectif à grand champ.

Dans la figure 147, on voit les faisceaux foliaires *i i m'* se détacher, à chaque nœud, des faisceaux anastomotiques externes. Dans la figure 148, on voit au contraire que les foliaires *m* L M L *m m'* se détachent des anastomotiques internes. Quant aux ceintures gemmaires, l'externe est visible à chaque nœud de la figure 147, l'interne à chaque nœud de la figure 148.

Pour permettre au lecteur de bien constater que l'origine des foliaires externes est complètement différente de l'origine des foliaires internes, la figure 145 reproduit exactement l'aspect d'une coupe pratiquée dans la partie supérieure du nœud ^{4}. On y remarquera d'abord la sortie des faisceaux qui se rendent dans la feuille ^{4}, savoir $(m\ \mathrm{L}\ i\ \mathrm{M}\ i\ \mathrm{L}\ m'\ m\ m')^{4}$; puis la ceinture gemmaire externe incomplète à ce niveau ; la ceinture gemmaire interne et les gemmaires rayonnants ; les foliaires internes $(m\ \mathrm{L}\ \mathrm{M}\ \mathrm{L}\ m\ m')^{5}$; les foliaires externes $(i\ i\ m')^{5}$. Ces trois derniers procèdent, en toute évidence, des anastomotiques externes : à gauche i^{5} n'est que le faisceau n° 4 ; à droite, i^{5} est le faisceau n° 6, et $(m')^{5}$ est le faisceau n° 3.

3. Extrémité végétative de la tige. — La figure 119 du *Vergleichende Anatomie,* d'après l'explication qui en est donnée à la page 280, reproduit l'aspect, après éclaircissement par la potasse, d'une section longitudinale pratiquée dans une extrémité végétative de *T. albiflora*. Cette méthode ne permet pas de suivre le trajet des faisceaux procambiaux jusqu'à leur sortie dans les feuilles jeunes. Il semble alors que les faisceaux périphériques se terminent dans la tige, d'où le qualificatif « stammeigenen » que de Bary leur a appliqué.

Digitized by Google

J'ai donc modifié la méthode : des extrémités végétatives ont été sectionnées longitudinalement par le milieu; les deux moitiés, éclaircies par l'eau de Javelle, colorées par le rouge de Ruthenium, ont été montées au baume de Canada, les surfaces de section tournées vers l'observateur. Ce procédé a l'avantage de donner aux préparations beaucoup de transparence et de rendre les faisceaux procambiaux bien visibles. En déplaçant la mise au point, on peut sonder l'une après l'autre les deux moitiés, les dessiner isolément à la chambre claire sur un plan convenablement incliné pour éviter toute déformation des images. Ces dessins sont ensuite calqués sur une même feuille de papier, de façon à se compléter l'un l'autre. Le schéma de notre figure 146 a été ainsi obtenu : le trajet des faisceaux les plus rapprochés du plan médian y est seul représenté, les internes en traits discontinus, les externes en lignes pointillées. On reconnaîtra que ces derniers sortent réellement dans les feuilles. Mais, formés et différenciés plus tard que les internes, ces faisceaux externes sortent dans les appendices à l'état de procambium, ce qui les rend plus difficiles à observer.

4. Insertion des bourgeons axillaires et des racines adventives. — L'insertion d'un bourgeon axillaire se fait par l'intermédiaire d'un réseau gemmaire qui occupe la partie supérieure de la tige mère. Ce réseau comprend, comme dans le *T. virginica,* deux ceintures concentriques et des branches rayonnantes (fig. 145).

Les racines adventives sont insérées un peu plus haut que la ceinture gemmaire externe, par l'intermédiaire de trachées courtes et généralement dans l'intervalle entre deux faisceaux externes (fig. 147). Elles n'ont aucun contact avec les faisceaux internes.

5. Conclusions. — Le parcours des faisceaux dans le *T. fluminensis* appartient au même type que celui du *T. virginica.* Il n'y a pas de « faisceaux propres à la tige », mais les foliaires sont les uns internes, les autres externes. Dans leur course descendante, les premiers forment des anastomotiques internes, les seconds forment des anastomotiques externes. Dans les nœuds, il y a un réseau gemmaire qui se différencie assez tard, lorsque la feuille aisselliére est déjà épanouie. Quant à l'insertion des racines adventives, elle se fait plus tard encore sur les faisceaux externes de la tige.

Digitized by Google

§ 3. — Histologie.

Le milieu exerçant une influence notable sur la structure des tiges, il y a lieu de décrire successivement l'organisation des portions aériennes et celle des portions souterraines.

I. — *Portions aériennes.*

Les portions aériennes comprennent la tige principale moins ses deux premiers segments, les tiges primaires moins leurs cinq ou six premiers segments, et enfin les tiges secondaires. Les entrenœuds s'allongent toujours beaucoup : ils mesurent souvent 15 centimètres de longueur.

1. Les faisceaux.

a) *Les faisceaux foliaires* montrent, à la place du bois, une vaste lacune bordée d'un rang de cellules étroites à parois cellulosiques. Des débris de trachées se retrouvent quelquefois contre la paroi de cette lacune. Le liber, parfaitement conservé, comprend des cellules grillagées et des cellules annexes (fig. 149, faisceau M) (*).

b) *Les faisceaux anastomotiques internes* contiennent également une lacune, mais des éléments ligneux disjoints s'observent ici plus souvent dans la lacune (fig. 150).

Des coupes longitudinales et des dissociations permettent de préciser la nature des éléments qui formaient le bois des faisceaux foliaires et des faisceaux anastomotiques internes. Ce sont : une trachée initiale annelée ou spiro-annelée, très étroite, dont les extrémités sont dissociées (fig. 151 à gauche dans la lacune); plusieurs trachées annelées, plus larges, dont les anneaux sont ordinairement très écartés les uns des autres (fig. 151 à droite dans la lacune); parfois enfin un ou deux vaisseaux annelés.

Il arrive parfois que deux anastomotiques internes sont fusionnés de façon

(*) Il s'agit ici, comme dans tout ce paragraphe, de la structure des entrenœuds; aux nœuds, les faisceaux n'ont jamais de lacune, les trachées et les vaisseaux se sont conservés intacts.

Digitized by Google

à ne présenter qu'une seule lacune avec deux massifs libériens opposés l'un à l'autre (fig. 152). Cette disposition se rencontre normalement dans l'entre-nœud [2] de la tige principale. D'autre fois, c'est par leur région libérienne que deux ou trois faisceaux se confondent (fig. 153).

Une autre particularité s'observe en hiver dans les tiges primaires. La portion aérienne de ces tiges s'étant détruite, l'entrenœud situé au niveau du sol est partiellement décomposé, tandis que la moitié inférieure est encore vivante. A cet endroit, les lacunes à la place du bois sont comblées par des cellules arrondies, à parois minces, contenant un noyau au centre de cordons protoplasmiques. Ces éléments résultent de la prolifération des petites cellules qui circonscrivent la lacune (coupe transversale, fig. 154; coupe longitudinale, fig. 155; début du phénomène, fig. 156). Cette prolifération est tout à fait comparable aux thylles qui envahissent les vaisseaux de certains arbres dicotylés. Dans le *Tradescantia,* elle est provoquée par la communication des lacunes avec l'atmosphère; elle a pour effet de boucher ces lacunes sur une grande longueur et d'empêcher l'infiltration de l'eau jusqu'aux parties vivaces du rhizome.

c) *Les faisceaux anastomotiques externes* ne contiennent pas de lacune, si ce n'est exceptionnellement une très petite résultant de la destruction d'une seule trachée. Le bois consiste en une trachée initiale annelée, assez large, dont les anneaux sont très écartés; une ou deux larges trachées spiralées ou spiro-annelées; plusieurs vaisseaux annelés formés de cellules vasculaires relativement étroites, mais très longues (longueur $1^{mm},2$ à $1^{mm},8$) (coupe transversale, fig. 157; coupe longitudinale, fig. 158, montrant le contact de deux cellules vasculaires; fig. 159, extrémité ouverte d'une cellule vasculaire dissociée par la macération de Schultze).

Dans tous les faisceaux des tiges du *T. virginica,* à quelque catégorie qu'ils appartiennent, les éléments ligneux sont donc généralement annelés, plus rarement spiro-annelés ou simplement spiralés. Dans chaque faisceau il faut distinguer deux sortes d'éléments : ceux qui se forment d'abord et se terminent aux deux bouts par une pointe fermée, ce sont les trachées; ceux qui se forment ensuite et s'unissent en résorbant leurs cloisons terminales, ce sont les vaisseaux.

Les faisceaux ne sont jamais entourés d'une gaine de cellules étroites et

Digitized by Google

sclérifiées, comme cela se présente si souvent dans les Graminées et les Palmiers. Cependant les cellules du tissu fondamental qui environnent les faisceaux sont généralement moins larges et sans méats; leurs parois sont minces et cellulosiques autour des faisceaux internes (fig. 149 et 150), plus ou moins épaissies et sclérifiées autour des faisceaux externes (fig. 157).

2. Le système fondamental comprend deux régions :

a) *La région interfasciculaire* est occupée, en majeure partie, par un parenchyme à grandes cellules, à membrane très mince, contenant un protoplasme pariétal, un seul noyau, beaucoup d'amidon avant la floraison et très rarement un cristal octaédrique d'oxalate de chaux (fig. 149). Les méats assez grands sont limités par trois à huit cellules. Ça et là de très longues cellules à raphides (*).

Vers la périphérie, ce parenchyme passe insensiblement à une gaine de sclérenchyme contre laquelle sont appuyés les faisceaux anastomotiques externes. Cette gaine continue comprend un à trois rangs de cellules très longues, étroites, à section transversale polygonale, sans méats; parois fortement épaissies et durcies (coloration jaune par le chlorure de zinc iodé), ponctuations en fentes obliques croisées, cloisons terminales un peu obliques; noyaux fragmentés (fig. 160).

L'épaisseur totale de la région interfasciculaire varie comme l'indique le tableau suivant, dont les valeurs, trouvées dans des tiges de vigueur ordinaire, peuvent être considérées comme des moyennes.

	TIGE PRINCIPALE.	TIGE PRIMAIRE.		TIGE SECONDAIRE.	
	Entrenœud 5.	Entrenœud 6 (**)	Entrenœud 10.	Entrenœud 2.	Entrenœud 5.
Le plus grand diamètre mesuré. . . .	2mm	9mm,9	5mm,8	4mm,9	4mm,2
Nombre de cellules suivant le plus grand diamètre de la région interfasciculaire.	19	72	48	27	23
Nombre de faisceaux	18	52	60	33	46

(*) La description de ces cellules à raphides fera l'objet d'un paragraphe spécial, inséré plus loin.

(**) Premier entrenœud au-dessus du sol.

Digitized by Google

L'épaisseur totale du parenchyme interfasciculaire ne dépend donc nullement du nombre des faisceaux. Elle est minima, il est vrai, dans la tige principale et maxima dans la tige primaire, mais, dans une même tige, le plus grand développement du parenchyme ne se manifeste pas dans les segments qui contiennent le plus grand nombre de faisceaux. Dans les tiges primaires, le plus grand développement du parenchyme s'observe dans l'entrenœud situé au niveau du sol; dans les tiges secondaires ou rameaux, c'est à partir de l'entrenœud [2]. Il est à noter aussi que les cellules sont d'autant plus volumineuses qu'elles sont plus nombreuses.

Les portions aériennes ont une forme générale en cône insensiblement atténué vers le haut. Cette forme extérieure résulte du développement de la région interfasciculaire et non de la quantité de faisceaux, comme on pourrait le croire. Certains entrenœuds sont assez fortement renflés dans leur moitié inférieure; malgré cela, le nombre des cellules du parenchyme est sensiblement invariable dans toute la longueur de l'entrenœud. C'est l'hypertrophie des cellules vers le bas qui produit le renflement.

b) *La région corticale* comprend :

1. Un parenchyme profond composé de cellules cylindriques, à parois minces, contenant du protoplasme, un seul noyau et de l'amidon; méats aux angles des cellules seulement et assez souvent quadrangulaires. Ça et là de longues cellules à raphides. Ce parenchyme a subi quelques recloisonnements tangentiels peu nombreux, dont la trace s'est conservée plus ou moins dans la disposition des cellules (fig. 160).

L'assise cellulaire la plus profonde, le « phlœoterme », ne possède guère de caractères propres : elle se reconnait surtout par le contraste qu'elle présente avec la gaine de sclérenchyme sous-jacente (fig. 160, coupe transversale, les cellules du phlœoterme sont marquées d'une croix; fig. 161, coupe radiale). Elle est formée de cellules prismatiques dont les cloisons radiales ne sont jamais plissées (fig. 162, coupe tangentielle). Le contenu consiste en une couche protoplasmique pariétale avec noyau assez souvent fragmenté, du suc cellulaire, pas de chlorophylle, pas ou très peu d'amidon. Quant aux parois, elles sont ordinairement minces, cellulosiques et sans ponctuations; parfois cependant certaines cellules isolées ou rapprochées côte à côte ont des

Digitized by Google

parois épaissies, ponctuées et très nettement sclérifiées (coloration rose par la fuchsine diluée, jaune par le chlorure de zinc iodé), (fig. 163, coupe transversale; fig. 164, coupe tangentielle de la cellule phlœotermique sclérifiée).

Dans la partie aérienne inférieure de quelques tiges plus solidifiées que les autres, un certain nombre de cellules du parenchyme cortical (phlœoterme compris) épaississent et sclérifient leurs parois au point de présenter les mêmes réactions que le sclérenchyme de la région interfasciculaire externe contre lequel ces cellules corticales sont appuyées.

2. Un parenchyme chlorophyllien forme des massifs sous les stomates : cellules laissant entre elles des méats échelonnés tout le long des parois longitudinales, comme dans le mésophylle foliaire.

3. Un collenchyme est disposé en massifs hypodermiques alternant avec les massifs de parenchyme riche en chlorophylle. Les longues cellules de ce collenchyme contiennent des noyaux fréquemment fragmentés.

L'épaisseur totale de la région corticale, l'épaisseur relative du parenchyme et celle du collenchyme varient comme le montre le tableau suivant.

	Nombre des assises cellulaires corticales dans				
	UNE TIGE PRINCIPALE.	UNE TIGE PRIMAIRE.		UNE TIGE SECONDAIRE.	
	Entrenœud 5.	Entrenœud 6 (*).	Entrenœud 10.	Entrenœud 2.	Entrenœud 5.
Collenchyme	2-3	5-6	3-4	3-4	3-4
Parenchyme sous le collenchyme .	2-3	5-6	2-3	3-4	1-2
Phlœoterme	1	1	1	1	1
TOTAUX. . . .	5-7	11-13	6-8	7-9	5-7

L'épaisseur totale de l'écorce est minima dans la tige principale, maxima dans la tige primaire; dans une même tige, elle diminue de la base au

(*) Premier entrenœud au-dessus du sol.

Digitized by Google

sommet. D'autre part, l'importance relative du parenchyme et du collenchyme est variable : vers la base des tiges ces deux tissus comptent le même nombre d'assises; vers le sommet le collenchyme devient relativement plus épais.

3. L'ÉPIDERME est glabre et formé de grandes cellules rectangulaires et de stomates rangés en files longitudinales; ces éléments sont semblables à ceux des feuilles et seront décrits au chapitre IV.

II. — *Portions souterraines.*

Les portions souterraines sont constituées par les deux premiers segments de la tige principale et par les cinq ou six segments inférieurs de toutes les tiges primaires. Les entrenœuds restent toujours très courts (de 2 à 5 millimètres). Les segments souterrains vivent plusieurs années. Leur structure diffère de celle des portions aériennes par les caractères suivants :

Il n'y a de lacune dans aucun faiseau (fig. 167, coupe transversale d'un faisceau M; fig. 168, id. d'un faisceau anastomotique interne; fig. 169, id. d'un faisceau anastomotique externe; à comparer aux fig. 149, 150 et 157, faisceaux correspondants de la portion aérienne). Les cellules qui entourent ces faisceaux ont des parois cellulosiques, épaisses et ponctuées. Les cellules vasculaires des vaisseaux annelés sont courtes (longueur $0^{mm},2$ à $0^{mm},3$). Les cellules à raphides sont également courtes.

La région interfasciculaire est entièrement parenchymateuse : sa portion externe n'est jamais occupée par une gaine de sclérenchyme, mais par du parenchyme qui diffère très peu du parenchyme interne (fig. 169). En remontant vers la portion aérienne de la tige, la région interfasciculaire externe se caractérise de mieux en mieux : les méats disparaissent, il n'y a plus d'amidon, les parois s'épaississent et enfin se sclérifient.

La région corticale comprend :

1. Un parenchyme recloisonné à développement centripète, épais d'une douzaine d'assises cellulaires en moyenne. Les cellules, disposées en séries radiales avec méats quadrangulaires, sont gorgées d'amidon (fig. 169).

Au dos de chaque faisceau du cercle extérieur, la dernière assise de ce

Digitized by Google

parenchyme recloisonné s'est différenciée en un *arc endodermique* reconnaissable à la forme aplatie des cellules, à l'absence d'amidon et surtout aux plissements des cloisons radiales (points de Caspary) (fig. 169, coupe transversale; fig. 171, coupe radiale passant par l'arc endodermique; fig. 172, coupe tangentielle du même). Ces arcs endodermiques se continuent avec l'endoderme des racines adventives insérées aux nœuds.

Dans l'intervalle entre les faisceaux du cercle extérieur, la dernière assise du parenchyme cortical recloisonné ne possède aucun caractère différenciel : la limite entre la région corticale et la région interfasciculaire s'efface presque entièrement (fig. 169). On peut parfois, cependant, par une observation attentive, retrouver les cellules de la dernière assise corticale (phlœoterme) dans l'intervalle entre les faisceaux : dans la figure 169 ces cellules sont marquées d'une croix. La confusion de la région corticale avec la région interfasciculaire est donc plus apparente que réelle.

2. Une couche subéreuse comprenant quatre ou cinq cellules séparées par des cloisons radiales et tangentielles brunes. A l'extérieur de cette couche morte, on retrouve parfois les débris du parenchyme extérieur primitif et de l'épiderme (fig. 170).

HISTORIQUE.

Nægeli (131, p. 9) eut le grand mérite d'introduire dans l'anatomie les notions si précises de « xylème » et de « phloème » et de caractériser le premier de ces tissus conducteurs par les vaisseaux (ou les trachées), le second par les cellules grillagées. Il est peut-être regrettable que ces deux termes proposés par Nægeli ne soient pas généralement employés dans la nomenclature française, mais il est à observer que les mots « bois » et « liber » sont devenus aujourd'hui les synonymes de xylème et de phloème.

C'est à Nægeli également que nous devons la distinction si importante de faisceaux « monarches » et « polyarches » auxquels correspondent nos faisceaux « unipolaires » et « multipolaires ».

Schwendener (166), se plaçant à un autre point de vue, a opposé les tissus de soutien (« stéréome ») aux tissus conducteurs (« mestomes »).

Digitized by Google

Les diverses dispositions réalisées par les premiers lui ont fourni le moyen de distinguer vingt types. Le *Tradescantia zebrina* et le *T. erecta* sont rangés, avec beaucoup de Liliacées, Iridées, etc..., dans le dernier type qu'on peut définir par l'existence d'une gaine solide, simple, entourant tous les faisceaux conducteurs. Schwendener a donné le nom de « Bastring » à cette gaine qui a reçu tour à tour les dénominations les plus variées.

Link (**109**) semble être le premier anatomiste qui ait fait mention des Commélinées : il rapproche la structure du *Tradescantia albiflora* de celle des Liliacées. La figure qu'il en donne est à peine reconnaissable (pl. III, fig. 2).

Guillaud (**69**) a cherché à établir, dans les Monocotylées, six types d'organisation basés principalement sur la structure de la « zone intermédiaire », c'est-à-dire de la bande annulaire plus ou moins large qui sépare ordinairement l'écorce de la moelle. Dans le rhizome du *T. virginica,* « la zone intermédiaire, relativement très développée, dit-il, comprend, en dehors et par places, des assises nombreuses de méristémiforme, une gaine fasciculaire non continue; en dedans, du méristémiforme un peu différent du premier » (**69**, p. 72). Sous le nom de « méristémiforme », l'auteur désigne une sorte de parenchyme à petites cellules, sans méats, qui semble n'être souvent que du méristème éteint. Par gaine fasciculaire, il entend un endoderme plissé.

Le méristémiforme que Guillaud crut reconnaître à l'extérieur de l'endoderme n'est que le parenchyme cortical recloisonné. Ce tissu n'est donc nullement « semblable à la zone d'accroissement continu des *Dracena* et *Yucca* ». Quant au méristémiforme situé en dedans de l'endoderme, c'est la partie la plus externe du parenchyme interfasciculaire qui, dans le rhizome, ne se sclérifie pas, mais correspond néanmoins exactement à la gaine de sclérenchyme des tiges aériennes.

Sous le nom de « zone intermédiaire », Guillaud a réuni à tort une partie de la région corticale et une partie de la région interfasciculaire en y englobant les arcs endodermiques. Ceux-ci ont été correctement décrits par le botaniste français (**69**, pp. 72 et 73), mais ils ont été représentés d'une façon défectueuse dans la figure 5, planche III de son travail. Dans cette

Digitized by Google

figure, les plissements colorés en rouge sont placés trop près des faisceaux.

D'après Guillaud (p. 77), les faisceaux du cercle extérieur, dans le *Tradescantia,* n'auraient pas de trachées, tandis que les autres faisceaux en posséderaient. Cette distinction n'est pas fondée, mais il faut observer que les faisceaux anastomosiques externes ont des trachées si larges qu'on peut les confondre avec les vaisseaux.

Discutant la nature des éléments de la gaine sclérifiée des tiges aériennes, Guillaud croit « tenir compte de toutes leurs conditions d'existence en leur appliquant le nom de « pseudo-liber » (pp. 16 et 133). Ce terme n'est évidemment pas meilleur que celui de « Bastring », donné par Schwendener à ce tissu.

La limite entre l'écorce et le corps central a été bien saisie par **Falkenberg** (51) qui, le premier, a distingué avec soin deux sortes de gaines dans les Monocotylées : d'une part, la « Rindenscheide » qui appartient à l'écorce (c'est la « Schutzscheide » de Caspary, la « Strangscheide » de Sachs, l' « endoderme » des auteurs français); d'autre part, l' « Aussenscheide » qui fait partie du corps central (c'est le « verholzter Verdickungsring » de Schacht, le « Holzschicht » de Mohl, le « Bastring » de Schwendener, le « pseudo-liber » de Guillaud, la « gaine prosenchymateuse » ou la « gaine de sclérenchyme). La première des deux gaines de Falkenberg est surtout reconnaissable dans les parties souterraines, la seconde dans les parties aériennes d'une foule de Monocotylées.

Dans une contribution à l'étude des tissus mécaniques, M. **Ambronn** (1) a reconnu et exactement figuré l'origine, la situation et les caractères histologiques des massifs de collenchyme sous-épidermiques dans plusieurs espèces de *Tradescantia* (p. 504 et fig. 8 à 11, pl. XXXII).

M. **Mangin** (110) a confirmé les vues de Falkenberg et a complété sa démonstration de l'origine distincte de l'endoderme et de la gaine prosenchymateuse. Il a parfaitement décrit et représenté l'endoderme dans le rhizome du *T. virginica* (fig. 39, pl. XII). Il ajoute que cet endoderme « est fractionné en plusieurs parties » et que cette dissociation serait « causée par la sortie des faisceaux se rendant aux feuilles » (p. 307). Il est difficile d'admettre cette explication, car l'endoderme est interrompu même aux

Digitized by Google

endroits où il n'y a pas de sortie de faisceaux; de plus, dans toutes les tiges il y a des faisceaux sortants, de sorte que l'endoderme de toutes les tiges devrait être discontinu!

D'ailleurs, l'expression « endoderme discontinu » semble impropre. Il n'y a pas *un* endoderme, mais des arcs endodermiques, et cette disposition, au point de vue fonctionnel, est sans doute un acheminement vers la constitution d'une gaine à parois plissées autour de chaque faisceau. Je dis au point de vue fonctionnel, car au point de vue morphologique ces gaines à parois plissées autour de chaque faiseau n'ont plus rien de commun avec le phlœoterme. D'ailleurs, on sait aujourd'hui que le plissement des cloisons peut se manifester dans bien d'autres assises que l'assise la plus profonde de l'écorce.

M. **Van Tieghem** a proposé de nommer « péricycle » la portion de tissu conjonctif qui est comprise entre l'endoderme et le bord externe du liber des faisceaux (**190**, p. 280).

Dans une monographie consacrée au péricycle, M. **Morot** (**128**) a décrit, dans la tige des Monocotylées, un péricycle tantôt homogène, converti tout entier en un anneau de sclérenchyme, tantôt hétérogène, comprenant une zone externe scléreuse et une zone interne parenchymateuse (pp. **253** et **255**).

L'importance attribuée au péricycle me semble avoir été beaucoup exagérée. Dans les tiges, en effet, le péricycle ne constitue pas une région nettement limitée vers l'intérieur. Dans l'intervalle entre les faisceaux, rien ne permet d'assigner une limite entre ce qu'on nomme péricycle et le reste du tissu conjonctif, soit à l'état adulte, soit au cours du développement des tissus. La division du système fondamental en deux régions, l'une corticale, l'autre interfasciculaire, repose au contraire sur un ensemble de caractères histologiques confirmés par l'origine distincte de ces deux régions, comme il sera établi au paragraphe suivant, consacré à l'histogenèse. Dans les racines, le terme péricycle peut s'employer avantageusement pour désigner ce qui a été nommé tour à tour « assise périphérique du cylindre central », « membrane rhizogène », « péricambium », etc..., car il s'agit là d'un tissu nettement défini. J'ajouterai que jusqu'ici rien ne prouve encore l'homologie

Digitized by Google

de ce qui a été nommé péricycle dans les tiges avec le péricycle des racines. Il n'est donc pas nécessaire, pour le moment, de confondre ces deux choses sous une même dénomination.

M. Strasburger (**179**, p. 484) est d'avis qu'il faut maintenir comme tissu distinct tous les éléments de l'écorce primaire, même lorsque celle ci n'est pas limitée intérieurement par un endoderme différencié ou par une assise amylifère. Il propose de désigner sous le nom de « phlœoterme » l'assise cellulaire la plus interne de l'écorce, quels que soient ses caractères histologiques, et de réserver le terme « endoderme » pour les couches cellulaires pourvues de bandes radiales cutinisées, couches qui proviennent de tissus différents au point de vue morphologique. Le terme endoderme servirait donc à désigner certaines assises, d'origine variable, mais douées de caractères fonctionnels identiques, résultant de l'existence de plissements cutinisés (**179**, pp. 407 et suiv.)

Tiré d'une longue indécision sur la question de la délimitation de l'écorce primaire par mes observations anatomiques sur le *Tradescantia,* je me rallie volontiers à l'avis de l'illustre professeur de Bonn : dans ce mémoire, les mots phlœoterme et endoderme sont employés dans le sens qu'il indique et qui est de nature, me semble-t-il, à préciser la nomenclature des tissus.

Digitized by Google

§ 4. — Histogenèse.

Les matériaux les plus convenables pour l'étude du développement des tissus sont les bourgeons de diverses grosseurs pris sur le rhizome des plantes adultes au commencement de l'été (fig. 173, 174) et la tige principale des plantules en germination. Des coupes longitudinales ont été orientées les unes suivant le plan de symétrie d'une feuille, les autres suivant une direction perpendiculaire à ce plan. Des coupes transversales successives très minces ont également été exécutées en séries.

I. — *Tige primaire à l'état de bourgeon.*

A. Coupes longitudinales.

La coupe longitudinale d'un gros bourgeon (fig. 174) est représentée, dans son ensemble, par la figure 175 : la tige, très courte encore, porte dix feuilles dont la première constitue la préfeuille. Sectionné suivant le plan de symétrie de la dernière feuille (fig. 176) ou suivant une direction perpendiculaire à ce plan (fig. 177), le sommet végétatif montre quatre *histogènes* superposés. Ces histogènes forment quatre assises distinctes, composées chacune d'une seule *cellule initiale* centrale et d'un certain nombre de cellules jeunes, latérales, dérivées de l'initiale. Tous ces éléments se divisent par des cloisons toujours perpendiculaires à la surface du sommet végétatif. Les caractères spéciaux propres à chaque histogène sont les suivants :

Premier histogène (n° 1 dans les fig. 176 et 177) : Il forme une assise cellulaire unique, qui s'étend sur les mamelons foliaires et sur les entrenœuds naissants. Il constitue donc le dermatogène, c'est-à-dire la couche qui deviendra l'épiderme des feuilles et de la tige.

Deuxième histogène (n° 2 dans les mêmes figures) : Les cellules produites par cet histogène subissent des recloisonnements tangentiels et engendrent ainsi le mésophylle interne et le mésophylle externe des feuilles; elles engendrent aussi la zone corticale des entrenœuds de la tige.

Digitized by Google

Troisième histogène (n° 3) : Ses cellules se prolongent de bonne heure dans les feuilles naissantes; elles s'y recloisonnent perpendiculairement à la surface de l'organe, puis donnent naissance à certains endroits à du procambium. Les mêmes recloisonnements se font dans les entrenœuds. Ce troisième histogène est l'assise génératrice des nervures et du mésophylle moyen des feuilles, ainsi que d'une partie des faisceaux de la tige avec le tissu fondamental situé entre ces faisceaux.

Quatrième histogène (n° 4) : Les cellules qui en proviennent se recloisonnent transversalement et longitudinalement pour produire encore un certain nombre de faisceaux et une partie du tissu fondamental de la tige. Ce dernier histogène n'intervient pas dans la formation des feuilles, mais il donne naissance à toute la partie centrale de la tige.

Il n'est pas possible, pour le moment, de préciser plus exactement la part qui appartient au troisième histogène et celle qui revient au quatrième histogène dans l'édification de la tige. On peut penser, cependant, que le troisième donne naissance aux faisceaux de la trace foliaire et aux faisceaux anastomotiques externes, tandis que le quatrième produit tous les faisceaux situés en dedans de la trace foliaire, c'est-à-dire les anastomotiques internes et, le cas échéant, les foliaires destinés aux feuilles situées au delà de celle portée par le segment considéré.

Dans l'aisselle des premières feuilles d'un gros bourgeon tel que celui de la figure 174 se trouvent déjà de petits bourgeons qui ne se développeront que beaucoup plus tard. L'un de ces petits bourgeons (fig. 178) ne possède encore que sa préfeuille en voie de formation : son sommet montre une structure identique à celle décrite ci-dessus, sauf que les histogènes se composent d'un nombre moindre de cellules. On remarquera cependant que la préfeuille ne contient pas ici d'assise génératrice des nervures. Cette assise, en effet, n'existe pas dans toute la largeur de la préfeuille, comme il sera expliqué au chapitre suivant.

B. Coupes transversales.

Des coupes transversales successives dans un gros bourgeon semblable à celui de la figure 173 fournissent des renseignements plus complets sur les divers stades du développement histologique.

Digitized by Google

Premier stade : Méristème (fig. 181) (*).

Une coupe passant par le dermatogène (fig. 179) montre une cellule initiale (*c*) hexagonale nettement reconnaissable.

La coupe suivante (fig. 180 qui correspond au segment ^{11}) rencontre les quatre histogènes : les cellules du troisième sont déjà recloisonnées; au centre du quatrième on observe la cellule initiale (*c*), dont les faces sont orientées comme les faisceaux L *i* M *i* L *m*, qui prendront naissance plus tard.

Deuxième stade : Apparition des faisceaux procambiaux.

Ces faisceaux apparaissent successivement à divers niveaux : dans le segment ^{9} (fig. 182), on observe déjà les faisceaux foliaires (*m* L *i* M *i* L *m*) ^{9};

Dans le segment ^{8} (fig. 183), on voit en outre les quatre faisceaux foliaires (*m'*) ^{8};

Dans le segment ^{7} (fig. 184), on constate en plus le faisceau foliaire M ^{8} et quatre des faisceaux anastomotiques internes;

Dans le segment ^{6} (fig. 185), se trouvent enfin les quatre faisceaux foliaires (*m''*) ^{6}, les deux faisceaux foliaires L ^{7}, deux nouveaux anastomotiques et quatorze anastomotiques externes.

L'ordre d'apparition des faisceaux procambiaux *dans un même entrenœud* est donc le suivant : les foliaires destinés à la feuille prochaine, les foliaires destinés à la deuxième feuille au-dessus du niveau considéré, les anastomotiques internes et finalement les anastomotiques externes. Il est à observer cependant que dans chaque catégorie l'apparition des faisceaux se fait progressivement et qu'elle peut n'être pas entièrement terminée quand commence la formation des faisceaux de la catégorie suivante.

A quelque catégorie qu'ils appartiennent, les faisceaux procambiaux prennent naissance de la même manière : certaines cellules du méristème se recloisonnent longitudinalement, de façon à constituer des massifs d'éléments prismatiques (cellules du procambium) au sein du tissu fondamental naissant. D'une façon générale, cette transformation du méristème se fait du centre vers la périphérie. L'activité génératrice s'éteint cependant de

(*) Dans les figures 181 à 184, la courbe tracée par un trait interrompu indique l'endroit où la feuille n'est pas complètement séparée de la tige.

Digitized by Google

bonne heure et à aucun moment on ne peut la trouver localisée dans un anneau périphérique comme dans certaines Monocotylées. Il n'existe donc rien qu'on puisse qualifier d'anneau d'accroissement (Verdickungsring) ou de périméristème.

Troisième stade : Différenciation libéro-ligneuse.

La différenciation libéro-ligneuse d'un faisceau procambial quelconque (fig. 186) débute par l'apparition d'un élément grillagé et d'une trachée. En même temps, quelques cellules situées à égale distance de ces deux pôles subissent des cloisonnements tangentiels et constituent une zone cambiale extrêmement nette (fig. 187). Des trachées plus larges, puis des vaisseaux se forment ensuite en direction centrifuge (fig. 188). Le cambium, qui est encore reconnaissable à ce moment, ne tarde pas à s'éteindre sans laisser de trace dans le faisceau adulte.

Quatrième stade : Différenciation du système fondamental.

Dès l'entrenœud [5] (fig. 189), les tissus du système fondamental sont caractérisés : Dans la région interfasciculaire, les cellules se sont agrandies et ont formé des méats, sauf vers l'extérieur où elles sont restées plus petites et sans méats. Dans la région corticale, il y a maintenant huit à dix assises cellulaires, la plus profonde (phlœoterme) alternant avec les cellules de la région interfasciculaire externe (fig. 189). Toute la région corticale a été engendrée comme il a été dit plus haut, par le deuxième histogène. Toutefois, il n'est pas possible de suivre, sur les coupes transversales, la série des cloisonnements qui lui ont donné naissance parce que, entre les niveaux représentés par les figures 180 et 189, la tige ne se compose que de nœuds superposés; les coupes pratiquées entre ces deux niveaux ne montrent donc que le mésophylle des gaines foliaires et pas le moindre indice d'entrenœud (*).

Cinquième stade : Développement ultérieur.

Dans les bourgeons qui nous ont occupé jusqu'ici (fig. 173 et 174), la

(*) Dans les racines, au contraire, on peut suivre facilement le développement en partie centripète, en partie centrifuge du parenchyme cortical, précisément parce que ces membres ne portent pas d'appendices.

Digitized by Google

différenciation des tissus n'est pas complètement terminée. Lorsque le bourgeon s'allonge au printemps, une partie de la tige reste sous terre, l'autre devient aérienne. C'est alors seulement que les tissus du système fondamental prennent leurs caractères définitifs.

Les cellules de la partie externe de la région interfasciculaire épaississent et sclérifient plus ou moins leurs parois dans les entrenœuds aériens et forment ainsi la gaine de sclérenchyme. Elles conservent, au contraire, des parois minces dans les entrenœuds souterrains, où leur taille plus petite, leur contenu et leurs petits méats permettent cependant de les reconnaître.

La région corticale subit des modifications plus grandes encore. Dans les entrenœuds aériens, il ne se produit qu'un petit nombre de recloisonnements tangentiels des cellules profondes; des massifs de collenchyme et des massifs de parenchyme chlorophyllien se caractérisent sous l'épiderme. Dans les entrenœuds souterrains, au contraire, les recloisonnements tangentiels des cellules profondes de l'écorce sont nombreux : il se forme ainsi un parenchyme recloisonné à développement centripète limité en dedans par des arcs endodermiques au dos des faisceaux du cercle extérieur. En même temps, une zone subéreuse apparaît vers le milieu de l'écorce primordiale et provoque la décortication de la partie superficielle de l'écorce ainsi que de l'épiderme.

II. — *Tige principale à l'état de bourgeon.*

Les coupes longitudinales, qu'elles soient menées par le plan de symétrie d'une feuille (fig. 190) ou dans une direction perpendiculaire à ce plan (fig. 192), montrent les deux premières feuilles à l'intérieur de la gaine cotylédonaire.

Dans ces deux coupes grossies davantage (fig. 191 et 193), le sommet végétatif possède quatre histogènes dont les rapports avec les tissus permanents ne sont pas moins évidents que dans les bourgeons de la plante adulte.

Les coupes transversales successives montrent également que l'ordre d'apparition des faisceaux et la différenciation des tissus se font comme dans les bourgeons étudiés précédemment.

Digitized by Google

Le dermatogène présente une cellule initiale hexagonale très nette (marquée C dans la fig. 194).

Une des coupes suivantes (fig. 195) montre les quatre histogènes concentriques (nos 1, 2, 3, 4); on y reconnaît aussi, au centre, la cellule initiale (*c*) du quatrième histogène. Cette dernière est hexagonale et ses faces sont orientées par rapport aux faisceaux foliaires qui prendront naissance plus tard.

En effet, dans une plantule plus âgée, le segment ^{3} montre les faisceaux L M L (fig. 196); dans une autre plus âgée encore, le même segment contient les faisceaux *m* L *i* M *i* L *m* et deux anastomotiques internes (fig. 197). Quant aux faisceaux anastomotiques externes, leur formation est plus tardive encore. Dans les deux coupes des figures 196 et 197, on retrouve une cellule centrale hexagonale (*c*), dernier vestige de la cellule initiale du quatrième histogène.

HISTORIQUE.

L'histoire du développement des tissus au sein du méristème constitue un chapitre important de l'anatomie générale. **Nægeli** (131) et **Russow** (143) ont cherché à établir des classifications histologiques basées sur le mode de genèse. La première de ces classifications accordait trop d'importance aux formes parenchymateuses et prosenchymateuses; la seconde indiquait mieux l'origine des faisceaux et leur individualité propre. Malgré l'autorité de ces deux savants, leurs théories n'ont pas été adoptées, ni même sérieusement discutées, probablement à cause de la trop grande complication de leur nomenclature. On s'en est généralement tenu à la division en dermatogène, périblème et plérome proposée par **Hanstein** pour la racine. En appliquant à la tige cette division en apparence si simple, on a méconnu les caractères distinctifs essentiels des tiges et des racines chez les Phanérogames.

M. **Warming** (207) a étudié un assez grand nombre de sommets végétatifs de tiges. Il a trouvé, sous un dermatogène qui ne manque jamais, et qui est toujours nettement limité, un périblème et un plérome qui, au

Digitized by Google

contraire, peuvent se confondre. Le périblème comprend de une à sept assises incurvées dont les cellules, sous le sommet, ne se divisent ordinairement que par des cloisons radiales. Quant au plérome, il est souvent constitué par des cellules disposées en séries plus ou moins verticales et régulières.

A la vérité, la limite entre le périblème et le plérome est très difficile à reconnaître dans les figures qui accompagnent le mémoire du savant danois. L'auteur se demande même si les cellules disposées en séries plus ou moins verticales constituent toujours un véritable plérome, c'est-à-dire le méristème-mère du système fibro-vasculaire; « c'est, déclare-t-il, ce que je n'ai pu examiner » (p. XVI). Malgré cela, il pense que « le plérome ne joue généralement aucun rôle dans la naissance des nouveaux kaulomes (*); c'est le périblème qui exécute tout le travail ». Dans quelques cas cependant, comme celui du *Melilotus* (xyl. I, p. 44 du texte danois), l'auteur admet que le plérome de l'axe-mère prend une part active à la formation de l'axe-fille.

Tel est certainement le cas, selon moi, dans le *Tradescantia,* où les quatre histogènes de la tige concourent à la formation du bourgeon axillaire. Peut-être en est-il toujours ainsi lorsque la limite du cylindre central, c'est-à-dire du plérome, est convenablement déterminée.

Quoi qu'il en soit, on doit reconnaître aujourd'hui que l'étude du sommet végétatif des tiges soulève plusieurs questions difficiles qu'il convient de considérer successivement. C'est ce que nous allons faire.

I. — *Histogènes et cellules initiales.*

Les recherches les plus récentes sur ce sujet ont été faites par **M. H. Douliot.** On trouvera dans son travail (**33**) l'exposé historique de la question. L'auteur a étendu ses investigations à un grand nombre de familles : Dans les Commélinées, il décrit ainsi le point végétatif du *Tra-*

(*) C'est-à-dire des bourgeons axillaires.

Digitized by Google

descantia Martensii (*) : « L'épiderme de la tige est absolument distinct et enveloppe étroitement la tige et toutes ses ramifications. L'écorce au sommet n'a qu'une assise de cellules, qui accompagne l'épiderme quand celui-ci fait une saillie, première ébauche de feuille. — Le cylindre central a une initiale distincte des précédentes, qui se comporte comme la cellule terminale unique d'une tige de Conifère, donnant des segments inférieurs pour la moelle et des segments latéraux qui fourniront des faisceaux libéro-ligneux. — Quant au faisceau foliaire, il se développe, en même temps que la feuille, aux dépens d'une cellule qui primitivement faisait partie du cylindre central. Il y a donc indépendance complète des trois histogènes, non seulement dans le développement de la tige, mais encore dans celui de la feuille. »

Le trait saillant de cette structure serait donc la présence d'une cellule initiale distincte sous les deux histogènes extérieurs. On conviendra que cette initiale n'est guère reconnaissable dans la figure 7 de la planche XV du mémoire de M. Douliot.

L'étude des sommets végétatifs étant l'une des plus délicates de l'anatomie végétale, il est indispensable, non seulement de mettre en œuvre les procédés les plus perfectionnés de la technique moderne, mais encore de faire appel à toutes les connaissances acquises dans le domaine de l'histogenèse comparée. A l'exception des organismes les plus inférieurs peu ou point différenciés, on constate que la production des nouvelles cellules se localise dans un ou plusieurs sommets. On y trouve une seule cellule génératrice, *la cellule apicale*, qui produit des cellules nouvelles soit au-dessous d'elle (*Chara*), soit sur ses flancs (*Fucus*, tige des Mousses, des *Equisetum*, etc.). On peut aussi y rencontrer, quoique très rarement, plusieurs cellules apicales équivalentes placées côte à côte (axes dits spéciaux des Chylocladiées d'après **Kny, Berthold, Bigelow** et **Debray** (**27**); tiges de *Lycopodium* et d'*Isoetes*).

Dans la plupart des Phanérogames, on peut admettre avec **M. Van**

(*) Ce nom n'est pas renseigné dans la monographie de M. C. B. Clarke, mais on y trouve un *Callisia Martensiana* C.-B. Cl., synonyme de *Tradescantia Martensiana* Kunth.

Digitized by Google

Tieghem (**194**, p. 775) qu'une cellule apicale unique, cloisonnée plusieurs fois transversalement, est remplacée par plusieurs *initiales* superposées. Chacune de ces initiales se divise par des cloisons perpendiculaires à la surface du sommet végétatif et produit autour d'elle des cellules capables de se recloisonner puis de se différencier. Chaque initiale occupe donc le centre d'une couche de cellules jeunes qui porte le nom d'*histogène* (*). L'ensemble de plusieurs histogènes constitue un *méristème*.

Pratiquement, l'initiale d'un histogène se reconnaît parfois difficilement, parce que ses dimensions sont sensiblement égales à celles des cellules voisines : l'initiale ne se distingue alors que par sa position centrale et par sa forme un peu spéciale sur les coupes transversales.

D'autre part, l'initiale d'un histogène subdivisée par des cloisons verticales médianes peut être remplacée par plusieurs initiales équivalentes, situées côte à côte. **Schwendener**, se basant sur des considérations géométriques (**169**), pense qu'il ne peut y avoir plus de quatre initiales dans un histogène. Il est certain qu'une coupe radiale axiale ne peut montrer, dans un histogène, plus de deux cellules initiales juxtaposées et placées l'une à droite, l'autre à gauche de la ligne médiane. Mais il n'en résulte pas, me semble-t-il, que 5, 6, 8... initiales ne puissent se disposer en rosace : une semblable disposition est réalisée par les cellules apicales de certaines Algues (axes spéciaux des Chylocladiés [**27**]).

Dans le cas de complication ordinaire, un méristème se compose donc de plusieurs histogènes se recouvrant les uns les autres et possédant chacun, en son milieu, une ou plusieurs initiales propres. S'il est relativement aisé de distinguer les histogènes, il est au contraire plus difficile de reconnaître les initiales à cause de leur confusion avec les cellules latérales. Il est à noter

(*) Il convient de ne pas prendre comme synonymes les termes *initiale* et *histogène*. La confusion de ces termes sous la plume de quelques auteurs est certainement l'une des causes de l'obscurité qui règne encore dans la question des sommets végétatifs, obscurité dont se plaignait à si juste titre Schwendener dans l'un de ses mémoires (**169**). Avec le savant anatomiste de Berlin, il faut réserver le mot « initiales » aux cellules qui possèdent la faculté illimitée de se diviser. De même il me semble convenable de désigner par le mot « histogène » une seule assise de cellules et non plusieurs superposées. Ainsi dans l'*Hippuris*, quatre histogènes produisent l'écorce de la tige.

Digitized by Google

qu'au point de vue de l'anatomie comparée, la connaissance des histogènes est plus importante que celle des initiales.

M. Sachs (**150**, **151**) a fait remarquer que l'ensemble d'un méristème composé d'histogènes concentriques dont les cellules sont en voie de division, constitue un système de cloisons périclines et anticlines à trajectoires orthogonales. Les premières séparent les divers histogènes, les secondes limitent les cellules d'un même histogène (**150**, pl. III, fig. 1). Si la coupe radiale d'un sommet végétatif quelconque ne concorde qu'assez imparfaitement avec le schéma de Sachs, c'est que les initiales ne sont jamais exactement superposées et qu'il en est de même des jeunes cellules qui en dérivent. Si l'on applique au méristème les considérations exposées par **M. Errera** (**47**, **48**) relativement aux conditions d'équilibre des cellules vivantes (considérations définitivement corroborées par les observations de **M. Dewildeman** [**31**]), on comprendra qu'il ne peut en être autrement. Toutes les cloisons d'un méristème, quoique d'âge un peu différent, sont sensiblement soumises à des tensions égales : elles doivent donc tendre à faire entre elles des angles de 120°. Voilà pourquoi les cellules des histogènes concentriques sont alternes entre elles et non rigoureusement superposées comme dans le schéma de Sachs (**150**, pl. III, fig. 1). Pour la même raison aussi, dans les cas de complication maxima, il est très difficile, non seulement de préciser exactement la position des cellules initiales, mais même de distinguer les histogènes. En effet, lorsqu'un sommet végétatif se compose de nombreux histogènes comprenant chacun beaucoup de cellules de mêmes dimensions et de même forme, tout l'ensemble constitue une masse de cloisons de constitution et d'épaisseur sensiblement uniformes : les tensions s'uniformisant, la disposition caractéristique des histogènes doit nécessairement s'effacer et aboutir à une sorte de confusion. On reconnaîtra que pour les tiges, comme pour les racines, les sommets les moins volumineux sont aussi ceux qui offrent l'organisation la plus reconnaissable.

Les considérations générales qui précèdent sont basées sur un ensemble déjà considérable d'observations faites par divers anatomistes. Elles sont de nature, me semble-t-il, à nous mettre en garde contre les nombreuses causes d'erreur qui accompagnent toujours l'examen des coupes dans un cas

Digitized by Google

particulier; elles nous permettront de mieux interpréter la structure des sommets végétatifs de la tige du *T. virginica* et celle du *T. Martensii*.

Dans la première de ces plantes, il existe, selon moi, quatre histogènes, chacun de ces histogènes possédant, en son milieu, une seule cellule initiale à contour hexagonal dans les coupes transversales. L'histogène extérieur est un dermatogène, c'est-à-dire un épiderme naissant. Le deuxième histogène est générateur de la région corticale du système fondamental de la tige. Les deux autres sont producteurs des faisceaux, ainsi que de la région interfasciculaire du système fondamental.

A en juger par la figure 7 de la planche XV du mémoire de M. Douliot, il ne semble pas que le *T. Martensii* soit différent du *T. virginica* au point de vue des histogènes et des initiales. D'ailleurs, mon énoncé ci-dessus confirme en partie les résultats obtenus par M. Douliot. Cet énoncé nie seulement l'existence d'une cellule initiale unique sous les deux histogènes extérieurs, initiale unique dont l'existence ne semble pas démontrée dans le *T. Martensii* et dont l'absence ressort clairement de l'étude du *T. virginica*.

Tout ce qui précède tend d'ailleurs à amoindrir le rôle que M. Douliot accorde à *une* cellule initiale qui, chez les Angiospermes, serait située tantôt sous un seul histogène (le dermatogène), tantôt sous deux histogènes (le dermatogène et l'écorce).

Les quatre histogènes reconnus dans la tige du *Tradescantia* correspondent-ils exactement au dermatogène, au péristème, au méristème et à l'endistème de Rustow (143)? De l'existence de ces quatre histogènes, peut-on tirer un argument en faveur de la théorie du savant russe? La réponse à ces questions me semble prématurée : il me paraît convenable d'attendre de recherches étendues à un nombre suffisant de plantes la solution d'un litige qui présente un caractère général.

II. — *Méristème et périméristème.*

Dans le développement des tiges, dans celui des tiges monocotylées en particulier, on attribuait jadis un rôle prépondérant à un tissu générateur

Digitized by Google

qualifié d'anneau d'accroissement (« Verdickungsring oder Cambiumring »). On admettait que l'activité génératrice du méristème primitif donne naissance directement à la moelle et à l'écorce, et qu'elle se localise ensuite dans une zone circulaire située entre ces deux premiers tissus. Ainsi formé, l'anneau d'accroissement produirait en direction centrifuge tous les faisceaux et tout le tissu fondamental interposé; finalement, il se lignifierait et deviendrait un « verholzter Verdickungsring », c'est-à-dire la gaine d'éléments fibreux sclérifiés qui s'observe chez tant de Monocotylées. Cette théorie, défendue principalement par **Schacht** (**161**, **162**), a été reprise avec quelques modifications par **Sanio** (**156**, **157**).

A **Nægeli** (**131**) revient le grand mérite d'avoir le premier distingué avec précision deux types de tiges Monocotylées : celles à production limitée de faisceaux et celles à production illimitée de faisceaux. Dans le premier type, qui est le plus général (*Chamædorea*, etc.), les faisceaux communs à la tige et aux feuilles naissent tous aux dépens du méristème primitif, et ce que Schacht a pris pour un anneau d'accroissement est un reste du méristème primitif qui, à la limite de l'écorce et du corps central, conserve son activité un peu plus longtemps qu'ailleurs. Dans le second type (*Calodracon*, etc.), les tissus primaires se différencient comme dans le premier cas, mais il y a en outre formation d'un anneau de méristème secondaire (périméristème). Cette couche génératrice, située sous l'écorce, dure aussi longtemps que la vie de la plante; elle engendre continuellement de nouveaux faisceaux et du parenchyme secondaire vers l'intérieur, en même temps qu'un peu de parenchyme secondaire vers l'extérieur.

Falkenberg (**51**), s'occupant plus spécialement des Monocotylées à accroissement limité, a combattu l'opinion de Sanio relative à l'anneau d'accroissement du *Ruscus*. Par suite de sa différenciation plus tardive, la zone périphérique du cylindre central conserve assez longtemps l'aspect du méristème. Les cellules de cette zone se sclérifient d'ordinaire dans la partie aérienne, tandis qu'elles conservent souvent une consistance parenchymateuse dans la partie souterraine de la même tige (*Aspidistra, Chamædorea, Epipactis*). Avec Schleiden et Nægeli, Falkenberg soutient que la plupart

Digitized by Google

des Monocotylées ne s'accroissent pas en épaisseur et que leurs tissus sont issus du méristème primitif.

Guillaud (69), tout en acceptant les idées de Nægeli, a accordé cependant une certaine importance au périméristème chez toutes les Monocotylées à croissance limitée, aussi bien dans la portion aérienne que dans la portion souterraine de leurs tiges. D'après lui, les produits de cette zone génératrice seraient très variables d'une plante à une autre et consisteraient en tissu fondamental secondaire, en méristémiforme (*) ou en pseudo-liber (**); la gaine fasciculaire (***) s'y rattacherait également, comme aussi les petits faisceaux servant à l'insertion des racines adventives. C'est l'ensemble de ces tissus que Guillaud a réuni sous le nom de « zone intermédiaire ».

Dans le *Tradescantia*, il y a rattaché le parenchyme cortical recloisonné (sous le nom de méristémiforme extérieur) et les arcs endodermiques (sous le nom de gaine fasciculaire). Si même l'existence d'un périméristème et d'une zone intermédiaire pouvait être admise dans les Commélinées, il faudrait en exclure le parenchyme cortical recloisonné et l'endoderme. Ce qui a pu amener une confusion entre ces tissus et la zone d'accroissement des *Dracena*, c'est le mode de cloisonnement des cellules en direction tangentielle.

Malgré l'insistance avec laquelle Guillaud soutient que la gaine fasciculaire du *Tradescantia* tire directement son origine du périméristème (69, p. 76), il est certain que cette gaine (ou mieux les arcs endodermiques) constitue simplement l'assise la plus profonde de l'écorce recloisonnée.

D'après **M. Mangin** (110), la différenciation du méristème primitif des tiges monocotylées commence à la fois dans la région centrale et dans la région périphérique. Dans la première, elle débute au centre même, puis progresse en direction centrifuge; dans la seconde, elle se fait, au contraire, en direction centripète. Entre ces deux régions, une zone transparente

(*) Guillaud entend par méristémiforme un parenchyme formé de petites cellules à parois minces et sans méats.

(**) L'auteur désigne ainsi les éléments fibreux à parois épaisses et sclérifiées qui forment la gaine de sclérenchyme.

(***) Synonyme de l'endoderme des anatomistes français.

Digitized by Google

représente le dernier vestige du méristème primitif et non un méristème spécial méritant le nom d'anneau d'accroissement ou celui de périméristème.

Dans les tiges sans racines (hampes florales et tiges aériennes feuillées), les deux processus de différenciation, l'un centrifuge, l'autre centripète, se poursuivent sans interruption et se rejoignent. Presque toujours la limite entre le corps central et l'écorce est rendue très nette par ce fait que les cellules extérieures du corps central ont épaissi et durci fortement leurs parois (gaine prosenchymateuse, gaine de sclérenchyme).

Dans les tiges ou portions de tiges produisant des racines adventives, la couche de méristème, entre l'écorce et le corps central déjà différenciés, conserve plus d'activité : elle engendre les racines et le réseau radicifère (*). C'est à cette zone génératrice que M. Mangin a donné le nom de « couche dictyogène ». Elle est recouverte par l'endoderme qui est l'assise la plus interne de l'écorce. Dans certains rhizomes, il se produit en outre des cloisonnements tangentiels répétés dans la partie profonde de l'écorce.

L'auteur rejette les termes périblème et plérome proposés par Hanstein, parce que, selon lui, la distinction entre l'écorce et le cylindre central ne peut se faire que tardivement.

M. Van Tieghem, dans un mémoire antérieur de seize ans à celui de M. Mangin, avait déjà constaté, chez beaucoup d'Aroïdées, l'existence d'une couche spéciale à laquelle il crut devoir donner le nom de « zone génératrice » (**186**). Ce nom a été critiqué par Falkenberg (**51**). M. Mangin, de son côté, a montré que les faisceaux de cette zone dite génératrice représentent le réseau vasculaire qui unit les racines à la tige, en un mot le réseau radicifère (**110**, p. 287).

M. Morot, enfin (**128**), a soutenu que la couche dictyogène des rhizomes et le périméristème des Monocotylées arborescentes prennent naissance dans le péricycle, c'est-à-dire dans la couche de tissu située entre l'endoderme et les faisceaux périphériques.

M. Petersen (**134**^{b}) a observé chez les Scitaminées, les Broméliacées et les Commélinées une zone de méristème plus ou moins éphémère entre l'écorce et le cylindre central du sommet végétatif. Dans les Orchidées,

(*) Voir deuxième note au bas de la page 86.

Digitized by Google

au contraire, il n'a constaté aucun tissu méristématique localisé. Il conclut qu'entre les Monocotylées pourvues d'épaississements secondaires, comme les *Dracœna,* et celles qui en sont privées, il y a des transitions représentées par des espèces chez lesquelles la durée de l'activité de la zone génératrice est restreinte.

M. Petersen a attaché trop d'importance à quelques cellules recloisonnées qui ne peuvent pas, à mon avis, être considérées comme appartenant à un méristème comparable à celui des *Dracœna.* C'est ainsi que la figure 9 de son mémoire ne représente, selon moi, que l'état jeune de la gaine de sclérenchyme chez le *Polygonatum multiflorum* et non « un méristème de cellules sans ordre » provoquant « la croissance en épaisseur du rhizome ». Dans la figure 5^b fournie par le *Tradescantia virginica,* je vois le recloisonnement tangentiel des assises profondes de l'écorce du rhizome et, en outre, quelques divisions cellulaires autour des faisceaux procambiaux. Il ne peut, en aucune façon, être question d'une zone génératrice produisant ces faisceaux.

Mes recherches n'ayant pas confirmé la présence d'un périméristème chez le *Tradescantia,* tendent, au contraire, à restreindre son existence aux Monocotylées à accroissement diamétral illimité, telles que les *Calodracon, Cordyline, Dracœna, Yucca, Aloë,* etc. Dans ces végétaux arborescents, les travaux de plusieurs anatomistes, ceux de **Unger** (185), de **Nægeli** (131) et de **Millardet** (114) notamment ont démontré qu'une zone génératrice périphérique à cloisonnements tangentiels produit du tissu fondamental secondaire et des faisceaux procambiaux capables de subir la différenciation libéro-ligneuse. Cette zone ne mérite pas le nom de cambium qui lui a souvent été donné, mais bien celui de périméristème. Elle n'a en effet rien de commun avec la couche cambiale des Dicotylées; elle en diffère surtout par deux caractères importants : elle se forme tout entière en dehors des faisceaux, elle ne produit ni bois secondaire en direction centrifuge, ni liber secondaire en direction centripète. Son activité, au contraire, est comparable à celle du méristème primitif en ce qu'elle engendre du tissu fondamental au sein duquel apparaissent des faisceaux procambiaux qui se transforment ultérieurement en faisceaux libéro-ligneux.

En résumé, il semble résulter de toutes les recherches faites sur la diffé-

Digitized by Google

renciation du méristème primitif des Monocotylées, que cette différenciation débute simultanément dans l'écorce et dans le corps central ; que l'activité génératrice finit par se localiser sous l'écorce pour s'y éteindre rapidement (tiges à croissance diamétrale limitée), ou bien pour s'y maintenir indéfiniment et constituer un périméristème (tiges à croissance diamétrale illimitée) (*).

III. — *Apparition et différenciation des faisceaux procambiaux.*

Dans la tige du *T. virginica,* tous les faisceaux, même ceux situés vers la périphérie, procèdent directement du méristème primitif. Les massifs procambiaux se forment par des cloisonnements longitudinaux répétés dans certaines cellules issues du troisième et du quatrième histogène. Le deuxième n'intervient en aucune façon dans la production des faisceaux. En ceci, je partage entièrement l'opinion de M. Douliot (33, p. 321).

Chez le *T. virginica,* on ne peut donc pas dire, avec M. **Van Tieghem** (194, p. 777) : « Les faisceaux libéro-ligneux qui vont aux feuilles ont une double origine : ils procèdent des initiales du cylindre central pour la partie qui est renfermée dans le cylindre et des initiales de l'écorce pour la partie extérieure au cylindre, laquelle peut être très longue s'ils séjournent dans l'écorce avant de s'incurver dans la feuille. » Dans toutes les figures 176, 177,

(*) M. J. Baranetzky vient de s'occuper de l'importante mais difficile question de la genèse des tissus dans un travail intitulé : *Sur le développement des points végétatifs chez les Monocotylédones* (2⁴, p. 311). Dans ce travail, dont je n'ai pu prendre connaissance qu'après le dépôt du présent mémoire à l'Académie, M. Baranetzky soutient que le développement des tissus présente une grande diversité chez les Monocotylédones. Il admet cinq types de développement pour les quelques espèces qu'il a étudiées. « Les tissus durables de la tige des Monocotylédones ne se forment que rarement, dit-il, dans le seul méristème primitif. Ordinairement, à la formation de ces tissus participent en partie le méristème primitif, en partie le méristème secondaire produit par une ou même par deux zones cambiales distinctes (p. 361). » L'une de ces zones est située à la périphérie du corps central, l'autre immédiatement sous l'épiderme. Par contre, l'auteur ne signale pas d'activité génératrice entre le bois et le liber des faisceaux.

M. Baranetzky n'ayant étudié aucune Commélinée, ses recherches et les miennes n'offrent pas de point de contact. Il me sera peut-être permis de formuler cependant quelques réserves sur les résultats fournis par l'examen de coupes isolées obtenues par une technique qui me paraît insuffisante. *(Note ajoutée pendant l'impression.)*

Digitized by Google

191 et 193 de ce mémoire, on constate que l'histogène n° 3 (appartenant évidemment au cylindre central) pousse une sorte de diverticulum dans chaque feuille en soulevant l'écorce de la tige, laquelle devient le mésophylle de la feuille. Ce diverticulum est très exactement indiqué dans un remarquable schéma de **Sachs** (151, pl. V, fig. 5). Peut-être, cependant, le savant professeur de Würzbourg a-t-il eu le tort de représenter ce diverticulum parcouru par une trajectoire de cloisons *c c c*. Dans le *Tradescantia*, le troisième histogène, en pénétrant dans la feuille naissante, reste à l'état d'assise simple.

De la comparaison des coupes transversales successives dans un sommet végétatif correspondant à une région dont l'organisation est parfaitement connue à l'état adulte, on peut déduire l'ordre d'apparition des faisceaux dans un même entrenœud quelconque. C'est ce qui a été fait page 112. Cet ordre d'apparition confirme la distinction qui a été faite de quatre catégories de faisceaux dans le *Tradescantia* : foliaires internes, foliaires externes, anastomotiques internes, anastomotiques externes. D'une façon générale, les foliaires apparaissent avant les anastomotiques, les internes avant les externes, mais dans chaque catégorie, la formation étant progressive, il y a une sorte d'imbrication dans l'ensemble du phénomène.

La différenciation libéro-ligneuse des faisceaux procambiaux nous a montré un stade très intéressant, quoique très éphémère : c'est celui durant lequel on constate d'une façon précise l'existence d'un arc cambial entre le bois et le liber de chaque faisceau (fig. 187, 188 et 216). Ce cambium est aussi bien caractérisé que celui des jeunes faisceaux des Dicotylées. **Mœbius** (121) a signalé dans le *Listera ovata* et dans quelques autres espèces d'Orchidées indigènes, le commencement d'une activité cambiale comparable à celle de la couche génératrice normale des Dicotylées. M^lle^ **S. Andersson** (1*b*, pp. 586 et 618) a également cité plusieurs Monocotylées chez lesquelles la zone cambiale entre bois et liber est reconnaissable à un stade suffisamment jeune. Il est probable que des exemples semblables ne sont pas rares chez les Monocotylées, mais qu'ils sont ignorés à cause des difficultés de leur observation. D'ailleurs **Nægeli** (131, p. 19), dans son étude du développement d'un faisceau du *Chamædorea elatior*, a remarqué, à un certain stade, une couche de cellules comprimées, à parois

Digitized by Google

minces et ordinairement plus petites que toutes les autres, couche qui disparaît totalement par la suite. Malgré l'absence de figure et la différence considérable qui existe entre la nomenclature de 1858 et celle d'aujourd'hui (*), je crois que la couche de petites cellules comprimées dont parle l'illustre anatomiste correspond à l'arc cambial du *Tradescantia*.

La notion de faisceaux ouverts et de faisceaux fermés, introduite dans la science par **Schleiden** (**164**) et généralement admise, doit donc être comprise en ce sens que, dans les faisceaux ouverts, le cambium exerce manifestement son activité pendant un temps plus ou moins long, parfois même d'une façon illimitée ; tandis que dans les faisceaux fermés, l'activité du cambium entre le bois et le liber naissants n'est pas nulle, mais de très courte durée. Nægeli (**131**, p. 8) avait déjà fait remarquer avec raison que l'opposition entre les faisceaux ouverts et les faisceaux fermés n'est pas absolue, en ce sens que dans beaucoup de tiges annuelles dicotylées, l'activité génératrice n'est pas illimitée, mais au contraire cesse assez tôt.

L'existence d'un vrai cambium, dans chaque faisceau jeune encore d'une tige monocotylée, vient confirmer heureusement l'affirmation énoncée plus haut, à savoir que la zone d'accroissement des *Dracena, Cordyline,* etc., n'est pas un cambium, mais un périméristème.

IV. — *Différenciation des tissus du système fondamental.*

Dans les tiges du *T. virginica,* tout le système fondamental provient du méristème primitif. La région corticale est reconnaissable de bonne heure ; le reste, c'est-à-dire la région interfasciculaire, se différencie progressivement de l'intérieur vers l'extérieur. L'écorce est engendrée par un histogène spécial : elle forme donc une région bien définie, même lorsqu'elle ne paraît pas nettement limitée en dedans à l'état adulte. A la suite de ses études sur les *Ruscus* et *Polygonatum,* **Sanio** (**156**) admettait que l'écorce des Monocotylées, aussi bien que celle des Dicotylées, constitue une couche autonome, issue directement du méristème primitif. D'après **M. Falkenberg** (**51**, p. 144), l'assise sous-épidermique du méristème primitif est réservée

(*) Cambium pour procambium, cambiforme pour liber, etc.

Digitized by Google

pour former l'écorce de l'*Allium cepa,* du *Cordyline vivipara* et du *Tradescantia argentea* (*).

Dans le rhizome du *T. virginica,* les cellules de la région corticale interne se recloisonnent tangentiellement ; celles de la région interfasciculaire externe restent longtemps vivantes. Il en résulte une bande annulaire plus claire, constituée par des éléments plus petits, à parois minces et sans méats. C'est cette bande d'origine mixte que **Guillaud** (**69**) a envisagée comme un périméristème ou propériméristème (**). Les mêmes phénomènes s'observent dans le rhizome de beaucoup de Monocotylées. Ceci explique pourquoi Guillaud a cru devoir séparer du tissu fondamental la région qu'il a nommée « zone intermédiaire » et sur laquelle il a basé sa classification des types monocotylés.

M. **Mangin** (**110**, p. 243) a déjà signalé l'erreur commise par Guillaud : il a montré que « M. Guillaud a confondu sous le nom de périméristème des choses distinctes : la différenciation lente et dernière du méristème primitif, le cloisonnement tardif qui s'effectue souvent dans l'écorce et l'évolution de la zone génératrice des racines adventives ». Mes observations, tant histologiques qu'histogéniques, confirment l'opinion de M. Mangin sur ce point.

Les recloisonnements tangentiels et centripètes, qui se manifestent dans la partie profonde de l'écorce d'un grand nombre de rhizomes, constituent selon moi un phénomène de tubérisation plus ou moins efficace. Ils aboutissent, en effet, à la production d'assises assez nombreuses (notamment chez les *Convallaria, Asphodelus, Musa* et *Strelitzia*) qui se remplissent de réserves alimentaires. Dans la tige démesurément renflée du *Testudinaria,* le parenchyme servant de réservoir a une tout autre origine : c'est le tissu fondamental secondaire interne issu d'un périméristème.

(*) Mes observations ayant confirmé et précisé celles de Sanio et de M. Falkenberg, je ne puis admettre avec M. Baranetzky (**2**, p. 361) que « l'écorce primaire, comme une assise de tissu embryologiquement autonome, n'existe pas dans la tige des Monocotylédones ». *(Note ajoutée pendant l'impression.)*

(**) Après avoir fait une distinction entre ces deux termes dans la partie générale de son ouvrage (**69**, pp. 13 et 145), l'auteur semble l'abandonner dans la partie descriptive, notamment à l'occasion du *Tradescantia virginica* (p. 75). M. Mangin a fait la même remarque (**110**, p. 242).

Digitized by Google

§ 5. — Cellules a raphides et a mucilage.

Lorsqu'on détache une partie quelconque du *T. virginica* vivant, un liquide hyalin et mucilagineux s'échappe de la blessure à la façon du latex de certains végétaux; ce mucilage contient de grandes quantités de raphides. Si, d'autre part, on recherche ces cristaux dans les coupes de parties fraîches ou conservées à l'alcool, on est surpris de n'en trouver qu'en très petit nombre, et fort éparpillés. C'est que le contenu des cellules cristalligènes (mucilage et raphides) a été presque entièrement expulsé au moment où l'organe a été séparé de la plante, ou bien s'est perdu lors de la manipulation des coupes dans des liquides aqueux.

Pour observer le contenu *in situ,* j'ai opéré de la façon suivante : une ligature en coton a été bien serrée en bas d'une tige florifère encore enracinée, puis la tige sectionnée au-dessous de la ligature a été conservée tout entière, avec ses feuilles, ses rameaux et ses fleurs, dans un grand flacon rempli d'alcool. Des racines aussi intactes que possible ont également été recueillies. Plusieurs mois plus tard, le mucilage étant complètement durci, des coupes transversales et longitudinales furent étudiées dans de la glycérine anhydre.

J'ai constaté plus tard que l'expulsion du mucilage et des raphides ne se fait pas à travers les nœuds de la tige, probablement parce que les cellules cristalligènes d'un entrenœud ne sont pas en contact avec celles de l'entrenœud voisin. Un entrenœud intact, compris entre deux nœuds, peut donc être durci à l'alcool et fournir des préparations à observer par voie anhydre.

Nous ferons ici une étude comparée des cellules à raphides et à mucilage dans toutes les parties de la plante, pour ne plus revenir sur ce sujet à propos des feuilles et des racines.

Les cellules dont il s'agit sont toujours superposées en files longitudinales assez nombreuses et disséminées dans le parenchyme des organes. Dans leur jeunesse, elles sont identiques dans toutes les parties de la plante et mesurent $0^{mm},045$ de longueur au moment de leur différenciation, c'est-

Digitized by Google

à-dire quand les raphides commencent à se former au sein du protoplasme, à côté du noyau. Leur forme à ce moment diffère peu de celle des cellules voisines (fig. 247, 248 et 249 représentant des cellules à raphides jeunes dans une tige, une feuille et une racine).

Les cellules cristalligènes ne se recloisonnent jamais, mais elles s'allongent d'une manière très variable. Il suffira d'indiquer, à titre d'exemples, les cellules suivantes observées dans des organes adultes : cellules cristalligènes d'un entrenœud souterrain long de 2 millimètres à l'état adulte (fig. 251); idem d'un entrenœud aérien long de 120 millimètres (fig. 252); idem du limbe d'une feuille normale (fig. 253); idem d'une racine (fig. 254). On ne perdra pas de vue que la figure 252 a été grossie trente-six fois seulement, tandis que les autres sont représentées au grossissement de 120 diamètres.

La longueur des cellules cristalligènes adultes est déterminée par certains facteurs que nous allons chercher à préciser.

Dans les organes souterrains, dont l'accroissement intercalaire est toujours peu considérable, les cellules à raphides sont relativement courtes et toutes à peu près de même taille : dans les entrenœuds les plus courts d'un rhizome adulte, elles mesurent de $0^{mm},09$ à $0^{mm},1$; dans les racines, de $0^{mm},7$ à $0^{mm},78$.

Dans les organes aériens, dont l'accroissement intercalaire est toujours plus considérable, les cellules à raphides sont généralement beaucoup plus étendues. Celles d'une même file longitudinale sont encore de longueur sensiblement égale entre elles, mais celles appartenant à des files différentes sont de longueur assez inégale. Ainsi vers le milieu du limbe d'une feuille rendue transparente, trois files parallèles ont été considérées : la première dans le voisinage du faisceau M, la deuxième près du faisceau L, la troisième près de l'un des faisceaux m''. Dans la première file, les cellules mesuraient en moyenne $0^{mm},517$; dans la deuxième, $0^{mm},399$; dans la troisième, $0^{mm},294$. Ces moyennes ont été calculées d'après vingt cellules prises dans chaque file. — Dans un entrenœud très long d'une tige aérienne, les cellules cristalligènes mesuraient près de 6 millimètres, dans le voisinage du centre; tandis que dans la région périphérique, en dedans de la gaine de scléren-

Digitized by Google

chyme, elles mesuraient seulement de 2 à 3 millimètres (dans la même coupe radiale bien entendu).

D'une façon générale, les cellules à raphides qui se trouvent dans le voisinage des faisceaux les plus anciens sont les plus allongées. Cela revient à dire que les cellules les plus longues sont celles qui se sont différenciées dès le début de l'accroissement intercalaire des tissus, tandis que les autres se sont différenciées successivement pendant le cours de l'accroissement intercalaire. Dans le *T. virginica,* les cellules à raphides suivent donc docilement l'allongement des organes sans jamais se recloisonner transversalement. Connaître la longueur de ces éléments dans toute la plante, ce serait connaître toutes les particularités de la croissance intercalaire dans chacun des organes et dans chacune de leurs parties. Sans prétendre à un résultat aussi complet, le tableau suivant contient quelques indications suffisamment démonstratives.

Membres et régions à l'état adulte (*).			LONGUEUR des plus grandes cellules à raphides.	COEFFICIENT d'allongement de ces cellules (**).
TIGE	Portion souterraine	entrenœud 3 (long. 2mm)	0mm,104	2,31
		entrenœud 6 (long 5mm)	0mm,250	5,55
	Portion aérienne : entrenœud 8 (long. 120mm)		5mm,900	131,11
FEUILLES	Feuille 3 (long. 46mm)	à gaine longue (38mm)	1mm,340	29,77
		à limbe court (8mm)	0mm,810	18
	Feuille 8 (long. 193mm)	à gaine courte (13mm)	1mm,200	26,66
		à limbe long (180mm) vers le milieu	1mm,800	40
		à limbe long (180mm) vers le sommet	1mm,050	23,33
RACINE			0mm,780	17,33

(*) Les entrenœuds de la tige, de même que les feuilles, sont toujours comptés à partir de la base d'insertion sur la tige mère.

(**) Ce coefficient a été obtenu en divisant la longueur des cellules adultes par la longueur des cellules jeunes, soit 0mm,045.

Digitized by Google

Il résulte de l'examen de ce tableau, que l'allongement des premières cellules cristalligènes est très faible dans les entrenœuds souterrains, mais s'accentue énormément dans les entrenœuds aériens. Parmi les feuilles, il faut distinguer celles insérées sur les segments souterrains et celles portées par les segments aériens. Dans les premières, les cellules cristalligènes les plus longues se trouvent dans la gaine; dans les secondes, elles existent dans le milieu du limbe. Dans les racines, enfin, l'allongement est peu considérable et uniforme; il est cependant notablement plus fort que dans le rhizome.

En résumé, la longueur des cellules à raphides *les plus anciennes* est partout proportionnelle à la longueur des entrenœuds, des gaines et des limbes. Les dimensions de ces cellules résultant de l'intensité variable de l'accroissement intercalaire peuvent servir de mesure à cet accroissement. Les chiffres contenus dans la dernière colonne du tableau ci-dessus donnent donc une idée assez exacte des variations notables de l'accroissement intercalaire dans le *T. virginica*.

Les trachées initiales des faisceaux les plus anciens peuvent également donner des indications du même ordre : leurs anneaux, en effet, sont d'autant plus espacés à l'état adulte que l'allongement des organes a été plus intense. Les hypocotyles, dont la longueur est si variable selon les circonstances, fournissent de bons exemples de ce phénomène (fig. 84, 85 et 86). Il faut cependant faire des réserves pour le cas où il y a formation d'une lacune à la place du bois, car alors les trachées, étant presque entièrement détachées, ne suivent plus fidèlement l'allongement général des parties voisines. La figure 151 montre du côté gauche une trachée dissociée dont les anneaux sont très peu écartés malgré l'énorme allongement de l'entrenœud. Ces sortes de trachées ne se joignent plus bout à bout : elles ont été séparées mécaniquement les unes des autres dans le sens longitudinal.

L'accroissement intercalaire ne laisse, au contraire, pas de trace apparente dans le parenchyme et dans l'épiderme. La longueur des cellules du parenchyme interfasciculaire varie peu dans la portion souterraine et dans la portion aérienne des tiges adultes : elle est généralement comprise entre $0^{mm},1$ et $0^{mm},2$. Dans le parenchyme cortical des racines adultes, les cellules

Digitized by Google

sont plus longues : elles mesurent en moyenne $0^{mm},4$. Les cellules épidermiques, qui sur les entrenœuds aériens des tiges et sur le limbe des feuilles atteignent généralement $0^{mm},2$ de longueur, ont près du double sur les gaines foliaires.

Dans les tissus doués d'une grande vitalité, comme le parenchyme et l'épiderme, les dimensions des cellules dépendent de la fréquence des recloisonnements. Des quelques chiffres qui viennent d'être cités, on peut déjà conclure que les recloisonnements sont beaucoup moins nombreux dans les axes souterrains que dans les axes aériens, dans les gaines que dans les limbes. Pour ce qui est des axes, ces conclusions sont corroborées par des remarques et des calculs dont je me bornerai à signaler ici les résultats : dans les entrenœuds souterrains les plus courts, les cellules du parenchyme interfasciculaire ne se recloisonnent pas, tandis que dans les entrenœuds aériens les plus longs, chacune de ces cellules se recloisonne transversalement vingt à trente fois. Dans les racines, les cellules du parenchyme cortical se recloisonnent transversalement deux ou trois fois seulement.

Après avoir déterminé la longueur des cellules à raphides, il reste à dire quelques mots de leur constitution. Leur membrane cellulaire est toujours mince, cellulosique et sans ponctuations. Les cloisons terminales sont particulièrement délicates. Lorsqu'on détache sans précaution un morceau de la plante vivante, ces cloisons terminales se perforent : dès lors toutes les cellules d'une même file communiquent et laissent écouler leur contenu. On peut constater ces perforations sur des coupes longitudinales.

Le contenu mucilagineux remplit toute la cavité cellulaire; sa réaction est très nettement acide. Coagulé par l'alcool, il prend une légère coloration jaunâtre (fig. 252, 253 et 254). En gonflant sous l'action de l'eau, il redevient incolore et invisible. L'iode et le chlorure de zinc iodé ne lui communiquent aucune coloration. Dans les feuilles, le mucilage durci par l'alcool prend l'aspect de granulations ou même de grains blancs qui ressemblent à de l'amidon; ces granulations se dissolvent rapidement au contact d'une très faible quantité d'eau.

Quant aux raphides toujours très courtes, elles sont disposées en une botte ou en une traînée vers le milieu de la cellule (fig. 252, 253 et 254).

Digitized by Google

Cette disposition régulière ne s'observe plus lorsque les matériaux ont été cueillis sans précaution : la majeure partie des raphides ont été expulsées, celles qui restent ont été éparpillées ou bien se sont accumulées irrégulièrement à certains endroits.

Dans les coupes transversales, les cellules à raphides ne peuvent se reconnaître qu'à leur contenu (fig. 255); elles passent donc facilement inaperçues dans les matériaux qui n'ont pas été récoltés en vue de leur examen.

HISTORIQUE.

Cette étude des cellules à raphides paraîtra peut-être bien minutieuse. Elle est cependant justifiée par les erreurs auxquelles ces éléments ont donné naissance.

Hanstein (75, p. 705) a donné le nom de « vaisseaux utriculeux » (Schlauchgefässe) à des tubes observés par lui pour la première fois dans les Liliacées, Amaryllidées, Commélinées, Aroïdées et Pandanées. Ces tubes très longs, à parois minces, présentent en coupe transversale l'aspect des méats; ils contiennent soit un suc clair avec ou sans raphides, soit un suc laiteux. Dans le genre *Tradescantia,* il n'y a aucun doute, dit-il, que ces tubes proviennent de séries de cellules fusionnées par la résorption des parois de séparation. L'analogie et de nombreux degrés de transition le portent à admettre le même mode de formation dans tous les cas. Enfin, il leur attribue un rôle dans la circulation des sucs nourriciers ou des liquides sécrétés.

Les recherches, dont il vient d'être rendu compte démontrent que ces prétendus vaisseaux utriculeux sont simplement des cellules cristalligènes parfois démesurément longues. Cette grande longueur ne témoigne nullement d'une fonction circulatoire : devenues de bonne heure incapables de se cloisonner, les cellules à raphides s'allongent en même temps que les éléments voisins qui, eux, se cloisonnent activement.

L'erreur de Hanstein résulte de ce que, s'étant servi de matériaux cueillis sans précaution spéciale, il a constaté des cloisons transversales accidentellement perforées. A cette cause principale, il faut ajouter la difficulté qu'il y a

Digitized by Google

de trouver fréquemment les extrémités de cellules mesurant souvent 5 à 6 millimètres de longueur.

Sachs (**149**, p. 149) décrit les vaisseaux utriculeux comme formés de cellules superposées, fermées aux extrémités, ou bien, au contraire, fusionnées entre elles. D'après lui, ces éléments ont tant d'analogie avec les vaisseaux laticifères, qu'il propose de les réunir sous le nom de tubes séveux. Pour les Commélinées, il se borne à reproduire fidèlement les idées de Hanstein.

M. Gérard (58, p. 162) pense que les vaisseaux utriculeux sont formés par la superposition de cellules closes; il les rapproche des vaisseaux laticifères imparfaits des Convolvulacées.

M. Van Tieghem (**194**, p. 621) reconnaît aux Commélinées et à beaucoup d'autres Monocotylées un tissu sécréteur formé de files de cellules à cloisons transverses persistantes, et il ajoute : « Il est vrai que, sur les préparations, le contenu gommeux se gonflant sous l'influence de l'eau, ces cloisons se déchirent souvent; mais cette rupture est un phénomène anormal qui, dans ces mêmes conditions, se produit aussi, comme on sait, aux extrémités des cellules à raphides isolées.

D'après mes expériences, la perforation des cloisons transverses, chez le *T. virginica,* n'est pas le résultat du gonflement du contenu des cellules sous l'influence de l'eau absorbée dans la préparation : elle résulte de la tension du mucilage dans les cellules. C'est ce que prouve déjà l'émission abondante et brusque du mucilage qu'on constate en sectionnant les organes végétatifs du *T. virginica* vivants. C'est ce que démontrent aussi les préparations faites, par voie anhydre, dans des fragments détachés les uns après ligature de l'organe, les autres sans ligature. Dans le premier cas, les cloisons transverses sont conservées; dans le second cas, elles sont déchirées malgré les procédés anhydres dont il a été fait usage.

Digitized by Google

§ 6. — Observations physiologiques.

I. — *Rôle de la lacune ligneuse.*

Nous savons qu'une lacune se montre à la place du bois dans certains faisceaux du *T. virginica*. Dans la portion souterraine des tiges, les éléments ligneux (trachées et vaisseaux) sont toujours conservés intacts : il n'y a pas de lacune. Dans la portion aérienne des tiges, les nœuds ne montrent jamais de lacune; les entrenœuds, au contraire, présentent des lacunes plus ou moins développées. Dans ces entrenœuds, la lacune ligneuse (*) est d'autant plus large que les faisceaux se sont différenciés plus tôt : elle est toujours très développée dans les faisceaux de la trace foliaire, ordinairement elle est moins grande dans les faisceaux anastomotiques internes et à peine indiquée, souvent même nulle, dans les anastomotiques externes.

On constate aussi que c'est dans les plus gros faisceaux foliaires qui se rendent aux feuilles les plus grandes que la disparition des éléments ligneux est la plus complète (fig. 149 représentant un faisceau M). Ce fait semble en contradiction avec la fonction bien établie des éléments ligneux comme conducteurs d'eau!

Dans le *Tinantia fugax* var. *erecta*, tous les éléments ligneux se détruisent de bonne heure dans tous les faisceaux de tous les entrenœuds. Dans cette plante, il existe donc une lacune dans tous les faisceaux, sauf aux nœuds, et cette lacune est beaucoup plus large dans les foliaires que dans les anastomotiques. On doit donc se demander si, au point de vue physiologique, ces lacunes ne remplacent pas les vaisseaux.

La question étant ainsi posée, j'ai essayé de la résoudre en expérimentant simultanément sur le *Tradescantia virginica* et le *Tinantia fugax;* j'ai pris aussi comme terme de comparaison quelques plantes aquatiques (*Potamo-*

(*) La lacune résultant de la dissociation et de la destruction des trachées a été désignée de diverses manières : l'expression de « lacune ligneuse » me paraît la meilleure parce qu'elle ne préjuge rien du contenu, ni du rôle de cette lacune; elle indique simplement la place qu'elle occupe dans la région ligneuse du faisceau.

Digitized by Google

geton, Nymphea) et une plante terrestre de consistance charnue (*Balsamine*). Cinq séries d'expériences ont été faites au moyen de procédés différents.

Première série : Observation du contenu des vaisseaux et de la lacune ligneuse.

En pratiquant des coupes dans des tiges vivantes, on peut craindre l'envahissement des vaisseaux et des lacunes par de l'air ou par de l'eau, selon qu'on opère dans l'air ou dans l'eau. Cependant des coupes épaisses transversales ou longitudinales, faites de diverses manières et examinées rapidement dans l'huile, ont donné les résultats suivants :

La lacune ligneuse des faisceaux du *Tradescantia* et du *Tinantia* contient de l'eau avec quelques bulles d'air lorsqu'on examine des tiges coupées au jardin pendant les journées chaudes de l'été. La lacune ne contient que de l'eau dans les tiges de plantes tenues à l'ombre et arrosées abondamment. Enfin, dans les tiges à demi fanées qui ont été laissées quarante-huit heures à sec après avoir été détachées de la plante, les lacunes contiennent de longues colonnes d'air. Dans ces trois circonstances, le contenu des vaisseaux chez le *Tradescantia* a été trouvé le même que celui des lacunes ligneuses.

Lorsqu'il y a des bulles d'air dans les lacunes et dans les vaisseaux, l'observation prolongée d'une même coupe longitudinale dans l'eau permet d'assister à la diminution graduée de la longueur des bulles et finalement à leur disparition complète en deux ou trois heures. L'envahissement par l'eau est beaucoup plus rapide si l'on examine l'extrémité amincie d'une tige encore garnie de feuilles. Des morceaux d'entrenœud fanés, longs de plusieurs centimètres, se gorgent d'eau en moins d'un demi-jour, au point que seuls les méats intercellulaires du parenchyme renferment encore de l'air.

Il est donc permis de conclure de cette première série d'expériences que les lacunes ligneuses, comme les vaisseaux, se remplissent facilement de liquide, mais se vident lorsque la transpiration l'emporte sur l'absorption.

Deuxième série : Injection de liquides colorants dans les vaisseaux et la lacune ligneuse.

Digitized by Google

Essais préliminaires. — J'ai cru devoir expérimenter d'abord l'action des liquides colorants sur la tige feuillée du *Balsamine hortensis,* qui possède des trachées et des vaisseaux; sur le pétiole des feuilles aériennes du *Nymphea alba* dont les faisceaux contiennent ordinairement une lacune et un vaisseau; sur la tige feuillée du *Potamogeton natans* dont les faisceaux ne renferment qu'une lacune dans les entrenœuds. Après avoir été détachés de la plante par une section faite sous l'eau, ces tiges et pétioles ont été placés dans un petit flacon contenant une solution convenablement concentrée d'hématoxyline, de violet Dahlia ou d'éosine : le bas de la tige ou du pétiole, sur une étendue de 3 centimètres, était seul immergé dans le bain colorant, le reste était tenu dans l'air (*Balsamine, Nymphea*) ou dans de l'eau pure (*Potamogeton*) et exposé au soleil.

Après un temps qui a varié de une à huit heures, l'organe en expérience a été exploré par des coupes transversales pratiquées de haut en bas. Les résultats furent toujours les suivants : dans le haut, la paroi des trachées, des vaisseaux et des lacunes ligneuses est seule colorée; plus bas, les cellules qui entourent les vaisseaux et les lacunes sont en outre colorées; plus bas encore, le liber lui-même est imprégné; tout en bas, la gaine des faisceaux et même une partie du tissu fondamental voisin commencent à se colorer.

Dans le *Nymphea,* on peut voir, à un moment donné, la coloration localisée uniquement à la paroi des vaisseaux et à celle des lacunes ligneuses. Dans le *Potamogeton,* la coloration se manifeste même dans les trachées formant les nervures des feuilles qui cependant flottaient sur de l'eau pure comme il vient d'être dit.

Il semble donc que le liquide coloré montant rapidement par la cavité des vaisseaux et des lacunes ligneuses (lorsque ces conduits sont au préalable remplis d'eau) arrive jusqu'aux trachées terminales du sommet de la tige et du limbe foliaire; mais ce liquide ne tarde pas à se déverser dans les cellules voisines et même dans tous les tissus lorsque l'expérience est trop prolongée.

Je me suis, par la suite, servi uniquement d'éosine, parce que cette matière colorante donne des résultats plus rapides.

Digitized by Google

Expériences sur les Commélinées. — 1. Plantes de *Tradescantia* cultivées en pots depuis trois mois : quelques-uns de ces pots furent laissés dans l'eau pendant quarante-huit heures pour que les lacunes ligneuses puissent se gorger d'eau. Les tiges coupées sous l'eau ont été placées dans des flacons contenant une solution d'éosine, puis exposées au soleil (*). Après six heures, les nervures, examinées par transparence, sont colorées. Les coupes montrent que dans toute l'étendue des tiges (50 à 60 centimètres) et des feuilles (au nombre de six ou sept), le liquide coloré a pénétré dans presque tous les vaisseaux et les lacunes.

2. Tiges feuillées de *Tradescantia* coupées sans précaution aucune et abandonnées pendant vingt-quatre heures sur une table au laboratoire : ces tiges à demi fanées ont été recoupées sous l'eau, puis placées dans l'éosine au soleil, comme les précédentes. Après six heures, la coloration des vaisseaux et des lacunes ne se voit que dans un petit nombre de faisceaux. Dans la plupart des faisceaux, la lacune et même les vaisseaux contiennent de l'air, et ces faisceaux n'ont pas de coloration.

Quelques tiges de ce lot ayant été maintenues dans le bain colorant vingt-quatre heures de plus, ont repris toute leur turgescence. Les coupes font voir que l'air a été expulsé de presque tous les faisceaux et que ceux-ci alors se sont colorés.

Il est à noter que la coloration est souvent plus visible dans les nœuds que dans les entrenœuds, parce que dans les nœuds les vaisseaux courent horizontalement dans l'épaisseur de la coupe. Les nombreuses anastomoses des régions nodales permettent d'ailleurs au liquide coloré amené par quelques-uns des faisceaux de se répandre dans les autres.

Les mêmes expériences ont été répétées avec le même succès sur le *Tinantia fugax* (tiges de 30 à 40 centimètres, portant de dix à quinze feuilles). Pour la démonstration, cette espèce est même préférable, parce que, dans toute l'étendue des entrenœuds, les éléments ligneux ayant disparu de tous les faisceaux, la circulation de l'eau ne peut se faire que par les lacunes

(*) La solution d'éosine formait dans chaque flacon une couche de 3 à 4 centimètres d'épaisseur : le bas de la tige plongeait seul dans le liquide colorant.

Digitized by Google

ligneuses. Cette circulation est beaucoup plus rapide que dans le *Tradescantia,* probablement à cause du plus grand développement de la surface foliaire et du calibre plus considérable des lacunes. Lorsque la tige est gorgée d'eau, un séjour d'une demi-heure dans l'éosine au soleil suffit pour faire apparaître le liquide coloré à la base des feuilles. On voit ce liquide progresser si rapidement dans les nervures longitudinales et transversales que, deux heures après le début de l'expérience, toutes les nervures sont injectées jusqu'au sommet du limbe et se détachent en rouge vif sur le fond vert du limbe. Cette expérience mérite de devenir classique, tant elle est démonstrative et rapide.

Les coupes faites dans des *Tinantia* injectés de cette façon sont également très intéressantes : elles montrent parfaitement la coloration de la paroi des lacunes et des éléments qui les bordent; la coloration des vaisseaux dans les nœuds; la coloration des trachées au fur et à mesure de leur différenciation au sein des massifs procambiaux au sommet de la tige; la coloration des éléments ligneux des nervures.

Bien que M. **Strasburger** ait suffisamment justifié l'emploi des solutions colorées et en particulier de la solution aqueuse d'éosine (**179**, pp. 542 et suiv.), je ne crois pas devoir passer sous silence une expérience bien concluante faite au moyen du *Tinantia :* Deux tiges feuillées aussi semblables que possible, gorgées d'eau, sont sectionnées sous l'eau et placées dans l'éosine, l'une au soleil, l'autre à l'obscurité. Après deux heures, toutes les feuilles de la première montrent des nervures colorées, tandis que les feuilles de la seconde ne laissent voir aucune trace de coloration. Les résultats obtenus par l'usage des matières colorantes ne peuvent donc être attribués à la simple diffusion ou à l'imbibition des membranes : il faut nécessairement faire intervenir le transport, par la cavité des vaisseaux et des lacunes, du liquide coloré sous l'influence de la transpiration.

Troisième série : Obstruction des vaisseaux et de la lacune au moyen de la gélatine.

J'ai appliqué ce procédé, imaginé par M. **Errera** (**46**), à des tiges feuillées de *Tradescantia* et de *Tinantia.* Trois catégories de tiges ont été utilisées : les unes provenaient de plantes cultivées en pot et tenues dans l'eau pendant

Digitized by Google

quarante-huit heures (tiges gorgées d'eau à tension positive); d'autres provenaient de plantes cultivées en pleine terre et avaient été coupées à midi, par une journée ensoleillée et chaude (tiges relativement pauvres en eau); d'autres enfin avaient été détachées vingt-quatre heures auparavant et étaient à demi fanées au moment de l'expérience (tension négative).

Deux moitiés d'une écuelle en bois, convenablement entaillées, furent assemblées à la base de la tige à sectionner; l'écuelle étant remplie de gélatine fondue avec de l'encre de Chine, la section fut pratiquée au rasoir sous la surface de la gélatine. La base injectée fut ensuite laissée à l'air pendant quelques minutes; une nouvelle section fut faite, après solidification de la gélatine. Il faut avoir la précaution de faire cette seconde section aussi près que possible de la première, parce que la gélatine pénètre assez difficilement dans tous les vaisseaux et toutes les lacunes. Dans le *Tradescantia,* l'écoulement du mucilage est, en outre, un sérieux obstacle à la pénétration régulière de la gélatine.

Les tiges ainsi préparées ont été déposées dans des vases contenant une couche de 3 centimètres d'eau. Le tout a été placé, à 1 heure de relevée, dans une serre très sèche, en plein soleil, à la température de 40° C., en même temps que des tiges-témoins sectionnées sous l'eau et tenues dans des vases pareils. Quatre heures plus tard, l'expérience était terminée : toutes les tiges traitées à la gélatine étaient flétries et couchées; les témoins étaient turgescents et droits. Les Commélinées supportant très bien pendant plusieurs jours la privation d'eau à l'ombre, l'expérience, pour être concluante, doit être faite dans des conditions particulièrement dures (soleil, chaleur, air sec).

Ici encore les résultats obtenus avec le *Tinantia* sont particulièrement démonstratifs, puisqu'ils prouvent que la cavité des lacunes ligneuses est nécessaire à la circulation de l'eau : lorsque ces cavités sont bouchées avec de la gélatine solidifiée, la plante se flétrit rapidement.

Quatrième série : Injection de gélatine dans les vaisseaux et la lacune.

On peut faciliter la pénétration de la gélatine en modifiant légèrement le procédé de M. Errera. Il suffit de préparer une gélatine noircie à l'encre de Chine fusible à 20°, de maintenir cette gélatine à l'état liquide au moyen

Digitized by Google

d'une étuve chauffée à 30° et d'y conserver longtemps des tiges feuillées de *Tradescantia* et de *Tinantia*. J'ai opéré sur trois catégories de tiges comme dans la série précédente, en prolongeant l'expérience pendant trois jours dans une serre sèche et ensoleillée, dont la température atteignait 40 à 44° C. pendant la journée. Les tiges se sont gardées en assez bon état, bien que les limbes foliaires fussent pliés longitudinalement et que les entrenœuds fussent ridés dans le sens de leur longueur (signes d'une alimentation d'eau insuffisante).

Les coupes transversales et longitudinales ont montré que la gélatine noircie avait pénétré dans la plupart des vaisseaux et des lacunes sur une longueur de 3 centimètres dans les tiges à demi fanées au commencement de l'expérience, sur une longueur de 7 à 9 centimètres dans celles qui étaient gorgees d'eau au début. Dans aucun cas cependant la gélatine n'avait dépassé le premier nœud. Il était manifeste que les lacunes non comblées par la gélatine étaient occupées par des bulles d'air.

Cinquième série : observation directe du courant circulatoire dans les vaisseaux et la lacune.

Un procédé ingénieux a permis à **Vesque (197)** de constater le mouvement de l'eau dans les vaisseaux. En appliquant ce procédé à une tige de *Tinantia* cueillie sur une plante bien gorgée d'eau, j'ai vu le précipité d'oxalate de chaux entraîné dans les lacunes ligneuses : les choses se passent exactement comme Vesque l'a décrit pour les vaisseaux. J'ai même vu des raphides, qui se trouvaient en suspension dans le liquide ambiant, pénétrer et circuler dans les lacunes (*).

Avec le *Tradescantia*, l'expérience réussit plus difficilement, pour plusieurs raisons : diamètre assez faible des lacunes, opacité des tissus environnants et surtout existence d'un mucilage abondant qui recouvre la coupe. Ce mucilage obstrue les orifices et filtre le précipité qui n'arrive presque

(*) Ceci explique l'existence accidentelle de raphides éparpillées dans les lacunes ligneuses du *Tradescantia*. Lorsqu'on détache une tige de cette plante, le mucilage qui s'écoule de la blessure peut être partiellement absorbé par les lacunes et entraîné à une assez grande distance.

Digitized by Google

jamais jusqu'à la préparation elle-même. Cependant, en renouvelant à plusieurs reprises les surfaces sous l'eau, j'ai pu éliminer partiellement cette cause d'insuccès et voir les granulations d'oxalate de chaux pénétrer en torrent dans la lacune des faisceaux centraux aussi bien que dans les vaisseaux des faisceaux périphériques du *Tradescantia*. J'ai pu voir aussi des grains d'amidon entraînés par le courant entrer dans des lacunes et y circuler rapidement avec l'oxalate.

HISTORIQUE.

L'existence d'une lacune dans la partie ligneuse des faisceaux est un fait connu depuis longtemps chez les Commélinées, aussi bien que chez les plantes aquatiques ou marécageuses. Cette lacune est désignée sous le nom de « lacune antérieure » par M. Bertrand (4), sous le nom de « lacune vasculaire » par d'autres anatomistes. Peu d'auteurs cependant se sont prononcés sur son contenu et sur son rôle.

Falkenberg (51, p. 117) qualifie cette lacune d'aérifère dans le *Tradescantia argentea*.

De Bary (3, p. 340), au contraire, pense que cette lacune, chez toutes les plantes qui en possèdent et notamment les plantes aquatiques, contient de l'eau.

M. **Westermaier** (210) confirme cette assertion et croit que la lacune sert à la circulation du liquide.

Tout en admettant la présence d'eau dans la lacune, M. **Schenck** (163) soutient que les vaisseaux disparaissent parce que l'absorption se fait par diffusion à travers la mince cuticule des feuilles aquatiques. A défaut de preuve directe, il invoque comme argument la réduction du système radiculaire et du système vasculaire des plantes submergées.

Au cours de recherches sur les échanges gazeux chez les plantes aquatiques, M. **Devaux** (30, p. 48) dit incidemment que les vaisseaux sont comme atrophiés, parfois même détruits de bonne heure et remplacés par des espaces pleins d'air.

M. **Strasburger** (179, p. 935) se rallie à l'opinion de Schenck et

Digitized by Google

pense que la partie vasculaire des faisceaux ne fonctionne plus que comme appareil d'excrétion.

D'après le mode de formation et le contenu de la lacune existant au bord interne de certains faisceaux collatéraux, M. **Van Tieghem** (194, p. 760) distingue deux cas : dans le premier, la lacune se forme par dissociation des cellules mêlées aux premiers vaisseaux et contient de l'air (Cypéracées, Commélinées, Équisétacées, Nymphéacées, etc.); dans le second, la lacune prend naissance par la destruction directe d'un ou de plusieurs vaisseaux et se remplit d'eau (*Colocasia, Potamogeton, Zostera,* etc.).

M. **Sauvageau** (159, p. 292), qui s'est fait une spécialité de l'étude des plantes aquatiques submergées, conclut de ses expériences qu'il se produit, chez ces végétaux, un courant d'eau semblable au courant d'eau de transpiration des plantes terrestres. L'entrée de l'eau se fait par les racines ou par toute la surface; sa sortie peut se faire soit par diffusion à travers l'épiderme, soit par une ouverture apicale jouant le rôle de stomate aquifère. L'auteur n'a pas cherché à déterminer expérimentalement par quelles voies le liquide circule à travers la plante. Il admet seulement que dans le *Zostera* « la circulation de l'eau est essentiellement lacunaire » (160, p. 295) et que dans l'*Hydrocleis nymphoides,* après la dissociation des vaisseaux, « la lacune commence à fonctionner comme conduit aquifère » (160, p. 302).

C'est donc avec raison que M. **Hochreutiner** (80, p. 165) a réalisé des expériences sur le *Ranunculus aquatilis,* les *Potamogeton pectinatus, crispus* et *densus,* en vue d'élucider la fonction de la lacune ligneuse. Ses conclusions sont : 1° que « l'absorption de l'eau et des sels en dissolution se fait, chez les espèces considérées, de la même manière que chez les plantes terrestres »; 2° que « la lacune vasculaire et les vaisseaux qu'elle contient encore, servent dans une large mesure à conduire l'eau ».

En résumé, les plus grandes divergences d'opinion règnent encore au sujet du contenu et de la fonction de la lacune ligneuse : selon les uns, elle contient de l'air; selon les autres, elle renferme de l'eau. Mais cette eau circule-t-elle des racines vers les feuilles, ou bien tient-elle simplement en solution des produits de sécrétion? Pour les plantes aquatiques, les expériences de M. Hochreutiner semblent décisives : la lacune fonctionne réelle-

Digitized by Google

ment comme conduit aquifère. Pour les Commélinées, on s'est borné à l'observation du contenu sans pouvoir se mettre d'accord. Vesque, qui a constaté le mouvement de l'eau dans les vaisseaux du *Tradescantia zebrina* (*), ne s'est pas occupé de la lacune qui existe dans les faisceaux internes de cette plante (**197**).

En présence de ces incertitudes, il convenait de tenter des expériences en vue de préciser le contenu et la fonction des lacunes ligneuses si développées dans les entrenœuds du *Tradescantia* et surtout du *Tinantia*.

Toutes mes expériences démontrent que ces lacunes se comportent comme les vaisseaux : elles se remplissent d'eau lorsque l'absorption est abondante; elles contiennent des bulles d'air quand la transpiration est accélérée ou l'absorption ralentie; leurs parois se colorent au passage des liqueurs colorées; elles se bouchent par le refroidissement de la gélatine; elles livrent passage à la gélatine lorsque celle-ci est tenue longtemps fluide; enfin, on peut voir dans les lacunes ligneuses la circulation de l'eau entraînant un fin précipité d'oxalate de chaux et même des corps plus gros, tels que des raphides et des grains d'amidon.

Les conclusions que **Vesque** tirait de ses études sur les vaisseaux s'appliquent parfaitement aux lacunes ligneuses (**197**, p. 14). Nous dirons donc :

1° Il y a translation de l'eau dans les lacunes quand celles-ci sont pleines d'eau; il y a stagnation lorsque les lacunes sont obstruées de bulles d'air;

2° Dans le cas de transpiration active, le débit devenant insuffisant, les lacunes se vident partiellement et sont envahies par de l'air;

3° Dans le cas de transpiration ralentie, l'air contenu dans les lacunes diminue de volume et finit par disparaître complètement.

Comme les vaisseaux, les lacunes ligneuses sont donc des *conducteurs d'eau* et des *réservoirs d'eau*.

La destruction des trachées et la formation d'une lacune fonctionnant comme un vaisseau sont comparables au remplacement physiologique

(*) *Zebrina pendula* Schnizl.

Digitized by Google

d'un organe par un autre. La substitution d'une large lacune à quelques éléments ligneux étroits est avantageuse chez les plantes qui n'ont pas besoin de conduits aquifères pourvus de parois épaisses. Tel est surtout le cas des plantes aquatiques. Les quelques expériences que j'ai faites sur le *Potamogeton* et le *Nymphea* me permettent de me rallier à l'opinion de MM. Sauvageau et Hochreutiner.

II. — *Fonction aquifère du parenchyme interfasciculaire.*

Dans le chapitre consacré à l'étude anatomique et physiologique des feuilles, il sera établi que l'épiderme et l'hypoderme remplissent, dans ces organes, une fonction aquifère importante. Ce qui vient d'être dit de la lacune des faisceaux de la tige démontre que, tout en servant à la circulation de l'eau, cette lacune fonctionne également comme réservoir d'eau. Le parenchyme interfasciculaire des tiges tient aussi en réserve une grande quantité de liquide qui permet à la plante de supporter de longues périodes de sécheresse.

Ce parenchyme consiste en grandes cellules à parois minces, contenant une mince utricule protoplasmique, des grains d'amidon et beaucoup de suc cellulaire. Les méats, pleins d'air, sont les uns petits, triangulaires ou quadrangulaires, les autres plus grands et limités par des cellules dont le nombre est compris entre cinq et huit. Lorsque la plante est gorgée d'eau, les cellules sont gonflées et le contour des méats est un polygone à faces concaves (fig. 165). Lorsque la plante manque d'eau, les cellules du parenchyme diminuent de volume; les méats, toujours pleins d'air, s'arrondissent parce que leurs faces deviennent convexes. Cette disposition se reconnaît dans la figure 166, qui provient d'une tige coupée et laissée à sec pendant cinq jours au laboratoire (*).

(*) Dans les figures 165 et 166, qui proviennent d'un même entrenœud observé à cinq jours d'intervalle, les méats ont été teintés pour éviter leur confusion avec les cellules voisines.

Digitized by Google

Une autre tige qui avait passé dix jours à sec au laboratoire, était ridée longitudinalement, ses feuilles étaient flasques et le poids total réduit de moitié environ. A ce moment, la déformation du parenchyme était encore beaucoup plus marquée que dans la figure 166 : la plupart des cellules du parenchyme interfasciculaire étaient complètement aplaties, mais les cellules de l'épiderme, du collenchyme et du parenchyme chlorophyllien avaient conservé leur forme normale. Or cette tige, séparée du rhizome et tenue à sec depuis dix jours, a cependant repris toute sa turgescence lorsqu'elle fut déposée dans l'eau. Son parenchyme interfasciculaire a repris exactement le même aspect que dans la figure 165.

Pour se rendre compte de l'état du parenchyme dans les expériences de ce genre, il faut prélever des morceaux de tige, les tuer par la teinture d'iode et les inclure à la celloïdine tous de la même manière; les coupes doivent être observées et dessinées dans la glycérine anhydre. La celloïdine qui a pénétré dans les méats contribue ainsi à maintenir leur volume invariable.

Dans notre pays, les étés les plus chauds et les plus secs n'ont d'autre effet que de dessécher l'extrémité des feuilles. Les expériences suivantes mettent en évidence l'extrême endurance du *T. virginica*.

Des tiges feuillées adultes ont été coupées au niveau du sol en juillet et abandonnées sur une table dans un laboratoire très sec et très éclairé dont la température oscillait entre 18 et 24° C. Après huit jours, ces parties avaient perdu de 36 à 40 % de leur poids. Les feuilles pliées le long de leur nervure médiane étaient flasques, les entrenœuds ridés longitudinalement étaient affaissés et comme écrasés. Il a suffi cependant de renouveler la section à la base de la tige et de plonger celle-ci dans quelques centimètres cubes d'eau pour voir ces tiges feuillées reprendre toute leur turgescence et retrouver presque entièrement leur poids primitif. La floraison interrompue s'est manifestée ensuite régulièrement. Les feuilles vieilles supportent moins bien la privation d'eau : elles jaunissent, puis brunissent et meurent parfois après l'expérience.

Diverses autres espèces soumises aux mêmes épreuves se sont montrées beaucoup moins endurantes. Après un, deux, trois ou au maximum quatre

Digitized by Google

jours d'exposition sur les tables du laboratoire, les tiges feuillées de ces espèces étaient incapables de reprendre leur turgescence dans l'eau.

ESPÈCES.	MORT APRÈS	PERTE DE POIDS.
Hordeum vulgare L.	1 jour.	43 %
Zea Mais L.	2 jours.	54
Impatiens Noli tangere L.	1 jour.	28
Balsamine hortensis Desp.	2 jours.	32
Impatiens Royleri Walp.	3 jours.	51
Symphytum officinale L.	1 jour.	32
Borago officinalis L.	2 jours.	41
Sonchus oleraceus L.	1 jour.	36
Tagetes erecta L.	2 jours.	45
Carpinus betulus L.	2 jours.	53
Clematis vitalba L.	4 jours.	48

J'ai cherché par quelques tâtonnements à ne pas prolonger le séjour dans le laboratoire au delà du temps nécessaire pour tuer les plantes. Malgré cela, les chiffres consignés dans le tableau ci-dessus ne peuvent donner qu'une approximation grossière. Ils suffisent cependant pour montrer que toutes les espèces expérimentées résistent beaucoup moins longtemps que le *T. virginica,* parce qu'elles perdent beaucoup plus rapidement l'eau qui est nécessaire à l'entretien de leur vie.

III. — *Effet utile du mucilage.*

Le contenu des longues cellules à raphides est soumis à une tension considérable, comme le prouve l'émission abondante du mucilage lorsque les organes vivants sont sectionnés. Cette émission se fait encore avec force lorsque les tiges fanées ont perdu près de 50 % de l'eau qu'elles contenaient. Cette dernière constatation suffit, semble-t-il, pour écarter l'idée d'une fonction aquifère du mucilage; le faible volume des cellules à mucilage rendrait d'ailleurs cette fonction à peu près nulle.

L'effet utile du mucilage me paraît devoir être cherché dans sa tension

Digitized by Google

même. En effet, si l'on compare la rigidité d'un entrenœud intact à celle du même entrenœud lorsqu'il a été sectionné aux deux extrémités, on est frappé du changement qui s'est produit. Ce changement est surtout manifeste dans les entrenœuds où la gaine de sclérenchyme est peu développée. Bien qu'on puisse le constater sans instrument, il vaut mieux expérimenter de la façon suivante.

Un long entrenœud est disposé horizontalement à la façon d'un levier du premier genre, c'est-à-dire le point d'appui (A) au milieu, la résistance (R) vers l'une des extrémités, la puissance (P) vers l'autre. Cette dernière est mesurée au moyen de poids qu'on place dans un petit plateau suspendu en P. On peut déterminer ainsi l'effort nécessaire pour faire fléchir l'entrenœud de façon à obtenir un angle RAP égal à 170° : 1° quand l'entrenœud est intact; 2° quand il a été sectionné aux deux extrémités au delà des points R et P; 3° quand, étant sectionné, il a été tué par l'eau bouillante (*).

Ces données ne sont comparables que pour un même entrenœud, et encore faut-il que les points R, A et P soient soigneusement inscrits sur l'entrenœud au moyen d'encre de Chine. Je ne donnerai pas ici le détail des chiffres obtenus et je me bornerai à dire qu'il m'a paru que la rigidité des entrenœuds pauvres en sclérenchyme est doublée par la tension du mucilage.

La part qui revient au mucilage dans la rigidité des entrenœuds est d'autant plus importante que la tension de ce mucilage n'est pas, comme celle du parenchyme interfasciculaire, sujette à diminuer beaucoup par le fait de la transpiration. Cette persistance de la tension du mucilage provient sans doute de l'avidité bien connue de cette substance pour l'eau. Le latex, outre les matières alimentaires et les produits de sécrétion qu'il peut contenir, joue peut-être un rôle semblable chez quelques plantes herbacées.

(*) Pour ces expériences, on doit se servir d'un entrenœud intact, compris entre deux nœuds conformément à ce qui a été dit page 129. Il suffit d'enlever ces nœuds par deux sections au rasoir pour laisser échapper le mucilage.

Digitized by Google

CHAPITRE IV.

LES FEUILLES.

§ 1. — Caractères extérieurs.

Dans les plantules florifères (fig. 59), chaque feuille comprend une gaine fermée, longue de 1 centimètre au plus, et un limbe dont la longueur peut atteindre 15 centimètres. Les deux feuilles qui précèdent l'inflorescence sont rapprochées l'une de l'autre et dépourvues de gaine.

Dans les plantes adultes, on peut distinguer le long de la tige primaire quatre catégories de feuilles qui, à la vérité, passent insensiblement des unes aux autres : la préfeuille, ou première feuille, toujours réduite à une gaine déchirée longitudinalement ; les feuilles souterraines à longue gaine, sans limbe ou à limbe court ; les feuilles aériennes dont la gaine est d'autant plus courte et le limbe d'autant plus long qu'elles sont insérées plus haut sur la tige ; les deux bractées foliiformes qui précèdent l'inflorescence et qui sont dépourvues de gaine. Le long des rameaux on reconnait : une préfeuille, des feuilles à gaine courte et deux bractées foliiformes sans gaine.

Digitized by Google

§ 2. — Parcours des faisceaux.

Chacune des nervures est constituée par un faisceau unipolaire dont l'orientation est toujours normale : bois tourné vers l'épiderme interne ou épiderme supérieur. Le nombre maximum des faisceaux est de trente-cinq dans le limbe des feuilles les plus larges. Ces faisceaux, loin d'être identiques, se distinguent entre eux par divers caractères dont les principaux sont la position, la grosseur et le moment de leur apparition. On peut reconnaître ainsi :

Un faisceau *médian,* le plus gros, qui apparaît le premier (faisceau M);

Deux faisceaux *latéraux,* de taille un peu moindre, apparaissant simultanément après le médian (faisceaux L);

Dans chaque moitié de la feuille, il y a en outre un à trois faisceaux *intermédiaires* situés entre le médian et le latéral (faisceaux i); un à treize faisceaux *marginaux* situés entre le latéral et le bord de la feuille (faisceaux m).

Les intermédiaires et les marginaux sont de divers ordres, c'est-à-dire qu'ils apparaissent successivement et sont de taille de plus en plus petite. Il suffira de les désigner comme suit : i, i', i''... m, m', m'', m'''... (Voyez fig. 221 représentant la moitié d'un limbe très large) (*).

Lorsque le nombre des faisceaux contenus dans une feuille est considérable, les plus gros pénètrent seuls dans la tige pour y constituer une trace foliaire; les autres s'arrêtent dans le limbe ou dans la gaine en se reliant aux faisceaux voisins. Le nombre des faisceaux passant d'une feuille à la tige est compris entre six et vingt et un; pour les préfeuilles, ce nombre est ordinairement réduit à deux. Normalement, le nombre des faisceaux communs à la tige et à la feuille est impair; cependant, lorsque la gaine d'une feuille est assez longue, on y trouve souvent un faisceau marginal (m', m'' ou m''')

(*) Pour l'étude des tiges, nous avons supposé l'observateur dans l'axe même de la tige regardant la feuille qui va se détacher; il est donc logique d'orienter toutes les coupes transversales d'appendices de manière que leur face interne soit tournée vers le bas de la planche. Au moment de sa formation dans le bourgeon terminal, la feuille est dressée parallèlement à l'axe de la tige, une de ses faces, dite interne, étant appliquée contre la tige. Dans le *Tradescantia,* comme dans la majorité des végétaux, la feuille s'incline ensuite et tourne vers le ciel sa face interne qui devient supérieure, mais c'est là un fait secondaire qui, dans certaines espèces, ne se produit pas ou se complique de torsion. Dans nos figures, la feuille est représentée dans sa position primordiale : l'épiderme qualifié ordinairement de supérieur est donc le plus rapproché du lecteur.

Digitized by Google

en plus, de sorte que le nombre des faisceaux de la trace foliaire est pair. C'est ainsi qu'il y a parfois huit faisceaux à la base de la deuxième feuille et dix faisceaux à la base de la troisième feuille de la tige principale; douze faisceaux à la base d'une feuille de la portion souterraine d'une tige primaire, etc. Le faisceau marginal en plus occupe, dans la gaine, une position diamétralement opposée à celle du faisceau M; il passe ensuite dans le limbe en suivant l'un des bords. Le limbe contenant ainsi une nervure en plus d'un côté est rendu légèrement inéquilatère.

Il n'existe pas de limite anatomique entre la gaine et le limbe: les faisceaux, en effet, passent de la gaine dans le limbe sans subir de déviations, d'anastomoses ou de ramifications.

Dans le limbe comme dans la gaine, les nervures sont parallèles; elles s'unissent de distance en distance par des anastomoses très grêles, transversales ou obliques. En approchant du sommet du limbe, les petits faisceaux, à commencer par ceux de l'ordre le plus élevé, se jettent les uns après les autres sur les faisceaux voisins plus forts et se confondent avec eux. A un certain niveau, il n'y a plus que sept faisceaux: *m* L *i* M *i* L *m*. Les intermédiaires et les marginaux disparaissent à leur tour en se jetant sur les latéraux. Finalement, les trois faisceaux L M L se rapprochent et s'unissent par de nombreuses trachées courtes. La figure 198 représente le sommet de la feuille [1] d'une tige principale qui renfermait sept nervures dans sa gaine et dans son limbe. La figure 199 représente de même le sommet d'une feuille très ample de la tige primaire adulte contenant vingt et une nervures dans sa gaine et trente-cinq au milieu de son limbe.

Dans les préfeuilles ainsi que dans les feuilles réduites à leur gaine, les nervures se terminent, au contraire, en pointe libre. Cela provient sans doute de l'arrêt de développement qui a frappé le limbe de ces feuilles. (Voyez fig. 201, préfeuille à deux nervures provenant d'un bourgeon inséré sur la portion souterraine d'une tige primaire; fig. 202, préfeuille à sept nervures provenant d'un bourgeon de la portion aérienne de la même tige. Les lignes en traits interrompus indiquent les sections faites au scalpel qui ont permis d'étaler ces deux préfeuilles.) Le mode de terminaison des nervures, très différent au sommet des feuilles complètes et à celui des feuilles réduites à leur gaine, fournit donc le moyen, chez le *T. virginica* du moins, de reconnaître l'atrophie du limbe à un caractère anatomique.

Digitized by Google

§ 3. — Histogenèse.

Les coupes transversales et longitudinales dans les bourgeons représentant l'état jeune des tiges primaires, fournissent l'occasion de reconnaître le développement histologique des feuilles.

Au premier stade (fig. 215), la coupe transversale montre un mésophylle à trois assises cellulaires entre deux épidermes.

L'assise moyenne du mésophylle est formée d'éléments un peu plus grands que les autres. Dans cette assise, une cellule cloisonnée une fois marque l'emplacement du faisceau L ; une autre, cloisonnée plusieurs fois, a constitué le faisceau M à l'état procambial.

Au deuxième stade (fig. 216), le mésophylle comprend de cinq à sept assises. L'assise moyenne (*Més. m.*) ne s'est pas dédoublée : elle se reconnaît encore, surtout sur les coupes longitudinales (fig. 217). L'assise interne (*Més. i.*) et l'assise externe (*Més. e.*) se sont, au contraire, recloisonnées tangentiellement.

Les faisceaux principaux, en voie de différenciation, montrent très nettement une zone cambiale. Les autres, moins avancés, prennent naissance dans le mésophylle moyen, comme on le constate au bord du limbe.

Au troisième stade (fig. 218), le mésophylle comprend de sept à neuf assises. L'assise moyenne, entre les faisceaux M et *i*, s'est recloisonnée pour produire une petite anastomose transversale ; partout ailleurs, elle est restée simple. Au contraire, des cloisonnements tangentiels continuent à se faire dans le mésophylle interne et dans le mésophylle externe. Ces cloisonnements ont progressé de l'intérieur de la feuille vers l'extérieur, c'est-à-dire en direction centrifuge : dans le mésophylle interne comme dans le mésophylle externe, l'assise la plus ancienne est celle qui touche au mésophylle moyen, la plus récente celle qui est située contre l'épiderme.

Les coupes longitudinales (fig. 176 et 177) montrent les mêmes phénomènes ; elles permettent, en outre, de constater de la façon la plus certaine les rapports existant entre les histogènes de la tige et les tissus de la feuille.

Digitized by Google

Les deux épidermes de la feuille font suite au dermatogène de la tige. Le mésophylle interne et le mésophylle externe de la feuille dérivent du deuxième histogène; ils correspondent donc exactement à la région corticale de la tige. Enfin, le mésophylle moyen et les nervures dérivent du troisième histogène; ils représentent donc la partie externe du cylindre central de la tige.

Le développement histologique de la feuille [1] de la tige principale se fait exactement de la même manière. Une feuille très jeune (fig. 219) ne contient que les trois faisceaux LML au stade procambial; le mésophylle est formé de trois assises seulement. Une feuille plus âgée (fig. 220) montre l'apparition des faisceaux *i* et *m* au sein du mésophylle moyen ainsi que des recloisonnements tangentiels dans le mésophylle interne et dans le mésophylle externe. (Voyez aussi les fig. 191 et 193 représentant des coupes longitudinales dans le sommet végétatif des plantules.)

Digitized by Google

§ 4. — Histologie.

Nous considérerons d'abord les feuilles susceptibles de prendre le plus grand développement, c'est-à-dire celles qui sont insérées sur la portion aérienne des tiges primaires. Quelques mots suffiront ensuite pour préciser les caractères des autres feuilles.

I. — *Feuilles de la portion aérienne des tiges primaires.*

Une feuille des plus amples présente les dimensions suivantes : gaine, 17 millimètres de longueur; limbe, 295 millimètres de longueur et 27 millimètres de largeur maxima.

1. Limbe (fig. 221). L'ensemble de la section montre trente-cinq faisceaux; contre l'épiderme interne, des cellules aquifères forment un hypoderme discontinu; le reste est occupé par du parenchyme chlorophyllien.

Faisceaux : Ils sont entourés d'une gaine complète de cellules sans méats : la plupart de ces cellules ont des parois épaissies et semblent vides; elles forment deux arcs dont l'un contourne le bois et l'autre le liber. Les autres cellules de la gaine ont des parois minces, elles contiennent du protoplasme et des corps chlorophylliens en petit nombre; elles se trouvent principalement à droite et à gauche du faisceau. Les plus gros faisceaux sont, en outre, accompagnés, du côté externe, d'un massif de collenchyme (fig. 222).

La première trachée, étroite et annelée, est fortement étirée; les autres trachées, de plus en plus larges, sont spiralées (fig. 223, coupe longitudinale radiale).

Cellules aquifères hypodermiques : Elles forment, entre les nervures, des massifs situés contre l'épiderme interne. Ces massifs comprennent une, deux ou trois assises cellulaires; ils sont d'autant plus forts qu'ils sont plus rapprochés de la nervure médiane.

Les cellules aquifères dérivent du mésophylle interne primitif et non de

Digitized by Google

l'épiderme. Elles sont très larges, assez longues et sans méats (fig. 224, coupe longitudinale radiale). Elles contiennent une très mince couche protoplasmique pariétale, un noyau et une grande quantité de suc cellulaire. Leurs parois minces sont garnies de ponctuations simples, en forme de boutonnières transversales (autrement dit perpendiculaires à la surface de la feuille). Ces ponctuations sont visibles après l'action du chlorure de zinc iodé, parce qu'elles apparaissent alors parfaitement blanches sur le fond bleu de la membrane.

Le nombre des cellules aquifères est beaucoup moindre dans les feuilles à limbe étroit qui garnissent le bas des tiges.

Parenchyme chlorophyllien (fig. 222) : Il dérive du mésophylle externe, du mésophylle moyen et d'une partie du mésophylle interne (l'assise ***Més. i*** [1] est toujours chlorophyllienne; les autres assises, ***Més. i*** [2] et ***Més. i*** [3], sont également chlorophylliennes en face des faisceaux).

Des méats aérifères se trouvent, non seulement aux angles des cellules à chlorophylle, mais encore le long de leurs faces longitudinales et transversales; ces méats sont constitués par des replis de la membrane à l'intérieur des cellules. On le constate sur toutes les coupes, notamment sur les coupes tangentielles passant par le mésophylle chlorophyllien interne (fig. 225), par le mésophylle moyen (fig. 226) ou par le mésophylle externe (fig. 227). Ces trois figures, représentant des coupes successives au même endroit, montrent également que par leur forme et leur longueur les cellules à chlorophylle sont plus différentes les unes des autres qu'on pourrait le croire d'après l'examen d'une simple coupe transversale (fig. 222).

Çà et là, on observe des cellules étroites, très allongées, contenant des raphides et du mucilage (fig. 222 et 227). Ces cellules ont été décrites en même temps que les éléments correspondants qui existent dans les tiges.

Épidermes : Les deux épidermes sont aquifères et garnis de stomates. Les cellules épidermiques sont grandes (celles situées au-dessus des nervures sont plus allongées que les autres); elles contiennent toutes une couche protoplasmique pariétale, un noyau, des leucoplastes et beaucoup de suc cellulaire. Les parois extérieures sont épaisses et nettement formées de deux couches, l'une cutinisée, l'autre cellulosique; les parois latérales possèdent de nom-

Digitized by Google

breuses ponctuations semblables à celles de l'hypoderme aquifère. Reconnaissables déjà sur les préparations d'épidermes vus de face, ces ponctuations sont surtout apparentes sur les coupes longitudinales radiales de la feuille après traitement par le chlorure de zinc iodé. Elles assurent la continuité protoplasmique de toutes les cellules de l'épiderme, comme il sera démontré plus loin.

Les stomates, formés de deux cellules stomatiques assez allongées, sont entourés de quatre cellules annexes reconnaissables à leur forme, à leur petite taille et à leur contenu pauvre en suc cellulaire. Leur nombre varie de la façon suivante : à la face interne (supérieure), il y a trois ou quatre stomates par millimètre carré vers la base du limbe, quatre ou cinq vers le milieu et six ou sept vers le sommet ; à la face externe (inférieure), il y en a dix ou onze par millimètre carré vers la base, douze ou treize vers le milieu et dix-huit ou dix-neuf vers le sommet (*).

La disposition des stomates présente aussi certaines particularités : à la face interne, ils sont situés à droite et à gauche des fortes nervures et juste au-dessus des petites (fig. 221 et 228) ; à la face externe, ils sont éparpillés dans les intervalles compris entre les nervures et jamais devant elles (fig. 221 et 229). Dans la figure 221, la position des stomates est indiquée par de petites croix.

Les poils sont en nombre très variable, les feuilles de certains individus étant fortement poilues, celles d'autres étant presque glabres à l'état adulte. Lorsqu'ils sont abondants, les poils se trouvent sur les deux faces du limbe et sur les bords (quatre ou cinq par millimètre carré); les plus longs (sur la nervure médiane) mesurent $3^{mm},5$; les plus courts (sur les bords) mesurent $0^{mm},7$.

Ils sont formés de trois ou quatre cellules. La cellule basilaire est très courte et un peu renflée au-dessus d'un léger étranglement; elle est implantée dans l'épiderme par une sorte de coin visible sur les coupes longitudinales

(*) Ces chiffres sont des moyennes obtenues en comptant tous les stomates visibles à la surface de carrés d'un centimètre de côté coupés dans une feuille bien développée. Cette méthode est nécessaire à cause de l'inégale répartition des stomates.

Digitized by Google

radiales de la feuille (fig. 236). Le corps est formé par une ou deux cellules cylindriques à parois épaisses. La cellule terminale est très longuement effilée en une pointe aiguë (fig. 234) (*).

Outre ces poils pointus, il y a quelques poils obtus : ils sont toujours plus courts (longueur, $0^{mm},16$), à sommet arrondi; ils sont comme atrophiés, bien que leurs cellules soient vivantes (fig. 238 et 239).

Au point de vue de la genèse, un poil est formé par une proéminence qui apparait à l'extrémité supérieure d'une cellule épidermique et qui s'isole bientôt par une cloison oblique. Dans la figure 237, *d e* indiquent cette cloison et *b* la cellule épidermique productrice du poil.

2. Gaine. Dans la gaine, le mésophylle est à peu près homogène (fig. 231). Le mésophylle interne ne contient plus de cellules aquifères : il est formé de cellules cylindriques laissant entre elles des méats ordinairement quadrangulaires. En descendant du limbe vers la gaine par des coupes successives, on voit le tissu aquifère perdre peu à peu ses caractères et les méats apparaitre successivement.

La position de l'assise moyenne du mésophylle primitif n'est reconnaissable qu'aux petits faisceaux à son niveau.

L'épiderme interne ne porte pas de stomates. L'épiderme externe en présente un petit nombre (quatre ou cinq par millimètre carré). Aux deux faces, les cellules épidermiques sont plus longues que dans le limbe; en outre, leurs cloisons radiales sont notablement épaissies et les ponctuations y sont plus visibles.

II. — *Feuille* [1] *de la tige principale.*

Cette feuille est la plus petite des feuilles aériennes : sa gaine ne dépasse pas 1 centimètre de longueur, et son limbe 6 centimètres de longueur sur 5 à 6 millimètres de largeur.

Les nervures, au nombre de sept, sont constituées par les faisceaux

(*) Exceptionnellement, sur quelques pieds cultivés en serre froide, les poils mesuraient jusqu'à 8 millimètres de longueur et étaient formés de six cellules.

Digitized by Google

m L *i* M *i* L *m* (fig. 232). Le mésophylle comprend de trois à cinq assises cellulaires (fig. 233) : les cellules hypodermiques aquifères sont peu nombreuses ; les cellules à chlorophylle, peu différenciées les unes des autres, ont leurs parois ondulées et sont entremêlées de quelques cellules à raphides. L'épiderme interne porte des stomates vis-à-vis des nervures (trois par millimètre carré); à l'épiderme externe, les stomates sont situés entre les nervures (quatorze par millimètre carré). Quelques poils.

III. — *Bractées foliiformes.*

Elles ne se distinguent des autres feuilles aériennes par aucun caractère histologique, si ce n'est par un nombre moindre de cellules aquifères.

IV. — *Feuilles de la portion souterraine des tiges primaires.*

Dans ces feuilles à longue gaine et à limbe rudimentaire (fig. 214), les faisceaux sont ordinairement en nombre pair (six à douze) : un faisceau marginal, soit *m*, *m'* ou *m''* selon les cas, se trouve dans la gaine en face du faisceau médian. C'est ce qui donne souvent aux coupes transversales des gaines foliaires une fausse symétrie rayonnée.

La structure de ces feuilles, à l'état adulte, ressemble à celle des gaines foliaires aériennes : mésophylle homogène, composé ordinairement de sept couches ; la partie interne se détruit facilement ; pas de cellules aquifères ; cellules épidermiques allongées ; pas de stomates à la face interne, peu à la face externe (trois ou quatre par millimètre carré).

V. — *Préfeuilles.*

1. *Préfeuille des tiges primaires :* Dans les jeunes bourgeons situés sur le rhizome, la première feuille a la forme d'une gaine conique, ouverte par une fente étroite (fig. 203, représentant une préfeuille rendue transparente). Cette fente, située près de l'extrémité supérieure de la gaine et du côté opposé à la tige mère du bourgeon, ressemble d'abord beaucoup à la fente

Digitized by Google

d'un cotylédon. Plus tard, elle s'élargit et devient un orifice elliptique, un peu oblique. Lorsque le bourgeon se développe, la préfeuille se déchire de haut en bas (fig. 200) et devient bicarénée, à la façon de beaucoup de bractées chez les Monocotylées.

La préfeuille, d'ailleurs, ne possède le plus souvent que deux nervures, une dans chaque carène. Une de ces nervures représente le faisceau médian (M) ; l'autre correspond au faisceau latéral (L), qui serait compris entre le bourgeon et la tige mère. Ainsi comprimé, ce faisceau L est dévié et rejeté à l'opposé du faisceau M. Les figures 204 et 205 représentent des coupes transversales pratiquées vers le milieu et vers le sommet d'un bourgeon souterrain (*).

Parfois il existe une troisième nervure correspondant à l'autre faisceau L; elle se trouve alors sur la face opposée à la tige mère du bourgeon (fig. 206 et 207).

Les caractères histologiques sont ceux d'une gaine foliaire ordinaire. Le mésophylle comprend trois ou quatre assises cellulaires dans l'une des moitiés, et une seule assise dans l'autre moitié (celle qui est comprimée entre le bourgeon et la tige mère, fig. 212).

2. *Préfeuille des tiges secondaires :* La préfeuille des rameaux est toujours plus développée que celle des tiges primaires. Dans sa jeunesse, elle consiste en une gaine cylindro-conique, comprimée, ouverte seulement par une fente étroite voisine du sommet et du côté opposé à la tige primaire (fig. 209). Plus tard, cette fente s'allonge vers le bas par une déchirure qui permet la sortie des feuilles suivantes (fig. 210 et 211).

A l'état adulte, la préfeuille, nettement bicarénée, mesure de 11 à 25 millimètres de longueur. Sa nervation variable dépend de ses dimensions dans le sens transversal. A ce point de vue, on peut distinguer :

1° Les préfeuilles faibles, d'un diamètre de 2 millimètres environ : elles ne possèdent qu'une seule nervure correspondant au faisceau M logé dans l'une des carènes ;

(*) Les figures 204 à 208, 212 et 214 sont orientées par rapport à la tige mère supposée vers le bas de planche.

Digitized by Google

2° Les préfeuilles plus fortes, d'un diamètre de 3 à 4 millimètres : elles possèdent une nervure dans chaque carène, soit un faisceau M et un faisceau L, ce dernier rejeté presque à l'opposé du premier par suite de la pression exercée par la tige mère du bourgeon. C'est le cas le plus ordinaire.

3° Les préfeuilles vigoureuses, d'un diamètre de 5 à 7 millimètres : elles contiennent de cinq à sept faisceaux, savoir :

m L *i* M. L
m L *i* M. . . . . L *m*
m L *i* M *i*. . . . . L *m*

On remarquera, dans ces formules, que l'une des moitiés contient toujours trois faisceaux, tandis que l'autre en contient un, deux ou trois. Cette dernière moitié est celle qui est appliquée contre la tige mère. Le faisceau L de ce côté est rejeté au loin et séparé du médian par un long espace dans lequel le mésophylle est réduit à une seule assise cellulaire ou parfois manque entièrement, les deux épidermes se trouvant appliqués l'un contre l'autre (fig. 213). La figure 202 représente une préfeuille étalée contenant sept nervures; la figure 208 est la coupe transversale d'une préfeuille semblable.

Les préfeuilles faibles n'ont pas de bourgeon à leur aisselle (la préfeuille des bourgeons souterrains présente le même caractère); les préfeuilles vigoureuses, au contraire, ont un bourgeon dans leur aisselle.

Digitized by Google

§ 5. — Continuité protoplasmique des cellules épidermiques.

L'existence de cette continuité protoplasmique est rendue vraisemblable par les nombreuses ponctuations qui garnissent les cloisons latérales et aussi par l'observation suivante (fig. 240). Il s'agit de l'épiderme externe d'une feuille coupée transversalement après un long séjour dans l'alcool. Dans chaque cellule, on constate que la masse protoplasmique plasmolysée s'est détachée de la paroi, excepté le long des cloisons latérales au niveau des ponctuations.

Mais pour démontrer d'une façon péremptoire le fait soupçonné, il faut recourir à un procédé analogue à celui de M. Gardiner. Dans la figure 241, un épiderme vu de face a été traité comme il sera dit plus loin : les cloisons latérales fortement gonflées et en partie détruites permettent de voir des prolongements protoplasmiques qui, au niveau de chaque ponctuation, se rendent d'une cellule à l'autre. Lorsqu'ils n'ont pas été rompus par un gonflement exagéré des cloisons, ces prolongements paraissent parfaitement continus, même quand ils sont examinés au moyen d'objectifs à immersion.

Le procédé imaginé par M. Gardiner pour mettre en évidence la continuité protoplasmique des cellules dans l'albumen corné de diverses plantes, ne peut s'appliquer à l'épiderme du *Tradescantia*. Après l'action de l'acide sulfurique, les cellules épidermiques sont si fragiles qu'il est impossible de les laver et de les colorer convenablement. J'ai donc été amené à modifier le procédé de la façon suivante :

Les lambeaux d'épiderme, arrachés d'une feuille bien fraîche, sont déposés pendant une heure dans la teinture d'iode, afin d'opérer la fixation du protoplasme. J'ai employé la teinture d'iode des pharmaciens diluée de son volume d'alcool absolu. Les lambeaux d'épiderme sont ensuite lavés dans de l'alcool absolu jusqu'à complète décoloration, puis ils sont colorés à l'hématoxyline : pour cela, une solution aqueuse d'alun de potasse à 2 % est additionnée de quelques gouttes d'une solution alcoolique concentrée d'hématoxyline cristallisée. Le bain colorant doit être extrêmement foncé, opaque même en couche de 3 ou 4 millimètres d'épaisseur. Après un séjour de vingt-quatre

Digitized by Google

heures dans ce bain, les lambeaux d'épiderme sont devenus absolument noirs, toutes les parties de la cellule, y compris la membrane, étant fortement colorées.

Une petite goutte d'acide sulfurique concentrée est alors étalée sur une lame de verre; un lambeau d'épiderme coloré, rapidement lavé à l'eau, puis épongé sur du papier buvard, est déposé sur la mince couche d'acide. L'épiderme devient instantanément rouge, il s'éclaircit et se dilate en tous sens. On laisse l'acide agir pendant un temps variable de quinze à trente secondes, puis on laisse tomber sur la préparation une goutte de glycérine diluée de son volume d'eau, et finalement on couvre d'une lamelle. L'observation doit se faire immédiatement.

La membrane cellulaire gonflée et complètement décolorée est presque partout détruite; le protoplasme et le noyau possèdent une teinte rouge, comme s'ils avaient été colorés au carmin. Après quelques jours, cette coloration disparaît. Si l'on veut conserver les préparations plus longtemps, il convient de neutraliser l'acide par de l'eau ammoniacale avant de mettre la glycérine. La coloration présente alors une teinte brune analogue à celle du brun de Bismarck.

Pour donner de bons résultats, ce procédé exige une certaine expérience : l'action de l'acide ne doit pas être trop prolongée; il faut éviter aussi que la glycérine et l'eau ammoniacale ne produisent une contraction violente de l'épiderme dilaté par l'acide. Il est bon de faire reposer la lamelle sur deux bandelettes de papier, de façon à ne pas écraser l'objet. L'expérience réussit difficilement avec des feuilles vieilles, parce que, dans ces feuilles, les membranes cellulaires résistent davantage à l'acide, tandis que les utricules protoplasmiques se désagrègent plus facilement. On choisira donc, en été, des feuilles vertes nouvellement formées; en hiver, on se servira de jeunes feuilles contenues dans les pousses hivernantes, dans les régions où les stomates sont déjà formés.

Appliqué à l'albumen du Dattier, ce nouveau procédé réussit moins bien, parce que la coloration est peu accentuée. Il donnera, je pense, de bons résultats dans tous les tissus mous et chez les Algues.

Digitized by Google

§ 6. — Historique.

I. — *Organogénie.*

Dans les organes appendiculaires, si l'on excepte ceux qui restent à l'état rudimentaire, comme les écailles pérulaires, les bractées, etc., la croissance intercalaire est ordinairement très intense, de durée relativement longue et capable de se produire selon plusieurs types.

Trécul (**181**), l'un des premiers, a cherché à déterminer les modifications successives de la forme des feuilles naissantes dans un grand nombre de plantes. Il a distingué quatre modes de formation : basifuge, basipète, mixte et parallèle. La formation parallèle appartiendrait à beaucoup de plantes monocotylées et s'observerait notamment dans plusieurs Palmiers, le *Carex riparia,* l'*Iris germanica* et le *Tradescantia zebrina.* De l'aveu de l'auteur, la formation parallèle et la formation basipète présentent entre elles de nombreuses analogies (p. 287) et la gaine est fort difficile à apercevoir dans les très jeunes feuilles (p. 288).

D'après mes observations sur le *T. virginica,* le sommet de la feuille apparaît d'abord, bientôt suivi par la gaine; bien qu'il n'y ait pas de lobes foliaires capables de servir de points de repère, la croissance semble se produire ensuite de haut en bas, comme **A.-P. de Candolle** (**11**, t. I, p. 354), **Steinheil** (**174**) et **Mohl** (**125**) l'ont admis pour diverses Monocotylées.

A la suite de recherches ultérieures, **Trécul** (**182**) a soutenu que les premiers vaisseaux des nervures naissent, les uns de bas en haut et les autres de haut en bas. Dans le cas d'une feuille appartenant au type basipète, le développement du bois primaire peut être ascendant ou se faire simultanément à partir de plusieurs points qui se relient ensuite les uns aux autres. Dans le *Sambucus canadensis,* d'après M. Massart (**112**, p. 233), la différenciation des faisceaux de la feuille est acropète, alors que la croissance et la ramification de ce membre sont nettement basipètes.

Je ferai remarquer que si, dans les fortes nervures, les trachées montent généralement de la tige vers le sommet de la feuille, les stomates certaine-

Digitized by Google

ment se forment dans un ordre inverse. Je crois que le moment de l'apparition des trachées et des stomates aux divers niveaux de la feuille est déterminé principalement par des raisons physiologiques : ascension de l'eau, épanouissement du limbe commençant par le sommet.

On peut aller plus loin et supposer que le type primordial d'accroissement est basifuge pour les appendices comme pour l'axe (*). Par suite du rapprochement des appendices naissants au sommet végétatif, la région terminale de la feuille se dégage la première, tandis que la région basale reste plus longtemps emprisonnée. Dès lors, la multiplication des cellules, l'apparition des lobes et la différenciation des tissus peuvent prendre l'avance dans la région terminale et progresser de là vers la région basale, à mesure que celle-ci se dégage. On sait combien les jeunes feuilles sont comprimées dans un bourgeon, surtout chez les Monocotylées à cause des gaines foliaires. C'est cette action mécanique qui aurait donné naissance au type basipète. Lorsqu'une partie seulement de la feuille croît en direction basipète, le reste continue à croître en direction basifuge et un troisième type est réalisé : le type mixte ou divergent.

Ces considérations sont de nature, me semble-t-il, à rendre compte des faits contradictoires enregistrés par les observateurs les plus consciencieux, relativement à l'ordre d'apparition des premiers éléments ligneux. Il faut en tirer cette conclusion que, au point de vue morphologique, on ne peut pas attacher une grande importance à l'ordre d'apparition des trachées en direction acropète ou en direction basipète. Quoi qu'il en soit, il ne semble pas nécessaire de maintenir comme type spécial le mode de formation dit parallèle de Trécul. Tel est aussi l'avis de **M. Gœbel** (64, p. 227) et de **M. Van Tieghem** (194, p. 860). **Eichler** (44) et **M. Massart** (112, p. 219) reconnaissent, il est vrai, une ramification parallèle dans certains cas semblables à celui du *Filipendula,* mais même dans cette dernière plante, l'ensemble de la formation est en partie basifuge et en partie basipète, de

(*) On sait que les feuilles des Fougères sont capables de se développer et de se ramifier très longtemps par leur sommet. Divers auteurs ont insisté sur l'analogie que présentent la croissance des appendices et celle des axes chez ces végétaux anciens.

Digitized by Google

sorte qu'il ne s'agit en somme que d'un mode subordonné au type mixte ou divergent.

En se plaçant au point de vue de la récapitulation dans l'organogénie, **M. Massart** a su mettre en lumière des conclusions intéressantes : « Sous l'influence de la sélection naturelle et de l'hérédité, les organes qui doivent fonctionner les premiers naissent les premiers; les organes qui doivent fonctionner en même temps naissent par ordre de taille » (**112**, p. 236). Il faut donc admettre qu'une adaptation hâtive des éléments est capable de modifier d'une façon très sensible l'histoire du développement des organes.

M. Massart pense que des « variations individuelles » fixées sous l'influence de la sélection naturelle et de l'hérédité ont pu modifier le type primitif du développement acropète des feuilles. Je crois qu'on peut ajouter que, dans bien des cas, les variations de ce type primitif ont été déterminées par des causes mécaniques, comme la pression réciproque des feuilles dans le bourgeon et l'épanouissement de la partie terminale avant celle de la partie basale des appendices.

II. — *Histogenèse.*

M. **Cave** (**18**, p. 374) a soutenu que dans les feuilles le développement du parenchyme se fait au moyen d'une zone génératrice située « à la face supérieure ou interne de l'organe ». Il considère « comme plus âgé le tissu inférieur, et comme plus jeune la région voisine de l'épiderme supérieur ».

M. **Le Monnier** (**97**, p. 292) a contesté avec raison l'existence d'une zone génératrice semblable, mais cet auteur semble avoir perdu de vue que les diverses assises du mésophylle n'apparaissent cependant pas simultanément. Dès lors on peut rechercher l'ordre d'apparition de ces assises.

Partant d'un mésophylle primitif à trois assises, nous avons reconnu, dans le *Tradescantia,* que l'assise moyenne reste simple entre les nervures et que les deux autres se cloisonnent tangentiellement en direction centrifuge. Dans le mésophylle externe, comme dans le mésophylle interne, l'assise la plus âgée est la plus profonde, celle qui est adossée au mésophylle moyen.

Les travaux qui traitent réellement de la croissance terminale de la feuille sont peu nombreux. M. **Warming,** dans ses recherches sur la ramification

Digitized by Google

des Phanérogames, a eu l'occasion d'assister à la première apparition d'un certain nombre de feuilles. Il a constaté, dit-il, que les « phyllomes naissent, dans tous les cas, dans les couches extérieures du périblème » (**207**, résumé p. VI). Il ajoute que les feuilles florales naissent de préférence dans la première couche du périblème qui, parfois même, est seule active. Ce dernier cas se présente notamment pour les appendices peu développés comme les bractées de diverses inflorescences. Enfin, le dermatogène participe seul à la formation de la spathe du *Vallisneria,* des bractées de l'inflorescence des Graminées, etc... On remarquera que, d'après M. Warming, le cylindre central n'interviendrait jamais dans la genèse de la feuille.

M. **Haberland,** dont je n'ai malheureusement pu me procurer le mémoire (**70**), a trouvé, au sommet des jeunes feuilles du *Ceratophyllum demersum,* deux cellules mères superposées : la supérieure est l'initiale de l'épiderme, l'inférieure, l'initiale du parenchyme et des nervures. Les feuilles de l'*Elodea canadensis* ne se distinguent que par l'absence de parenchyme, la nervure médiane se trouvant comprise entre les deux épidermes accolés.

M. **Van Tieghem,** après avoir rappelé l'origine des feuilles de *Ceratophyllum* et d'*Elodea,* ajoute que « dans les autres Phanérogames où ce phénomène a été étudié, le groupe de cellules initiales comprend un certain nombre de cellules épidermiques et un certain nombre de cellules corticales sous-jacentes. Les premières ne donnent que l'épiderme; les autres donnent à la fois le parenchyme et les faisceaux » (**194**, p. 861).

Un résultat intéressant de mes observations sur le développement histologique des organes appendiculaires du *T. virginica,* est la découverte de trois histogènes dans la feuille, savoir : le dermatogène; l'assise génératrice du mésophylle interne et du mésophylle externe; l'assise génératrice des nervures et du mésophylle moyen. Ces trois histogènes de la feuille ne sont, pour ainsi dire, qu'un soulèvement des trois histogènes qui dans la tige donnent naissance respectivement à l'épiderme, à l'écorce et à la partie externe du cylindre central. Existe-t-il des feuilles possédant un quatrième histogène correspondant à celui de la partie centrale du cylindre central de la tige? Peut-être dans les feuilles très épaisses de certaines Monocotylées qui ont des nervures disposées sur plusieurs rangs.

Digitized by Google

L'importance du mésophylle moyen comme couche continue et comme lieu d'origine des nervures me paraît établie par le fait que, d'après mes observations, cette couche existe dans les feuilles jeunes de plantes appartenant à des espèces diverses, bien qu'à l'état adulte elle se confonde ordinairement avec le reste du mésophylle.

D'autre part, il est non moins manifeste, dans le *Tradescantia,* qu'une partie seulement du mésophylle (la portion interne et la portion externe) est homologue de l'écorce primordiale de la tige. Non seulement il y a continuité, comme on s'est borné à le constater, mais il y a genèse commune aux dépens d'un même histogène. L'écorce primordiale de la tige ne comprend que sept ou huit assises (fig. 189) qui se sont formées, semble-t-il, en ordre centrifuge, comme celles des deux mésophylles. A l'état adulte, l'écorce se distingue des mésophylles, dans le *T. virginica,* par l'absence de cellules aquifères, par l'abondance du collenchyme et surtout par des recloisonnements tangentiels centripètes. Ces recloisonnements centripètes se produisent en très petit nombre dans les entrenœuds aériens, mais ils sont très nombreux dans les entrenœuds souterrains (comme dans les racines). Ils manquent complètement dans la feuille du *Tradescantia,* mais on les retrouvera peut-être dans certaines feuilles très épaisses, comme celles des Agaves.

Ces résultats sont en opposition avec ceux obtenus par MM. Warming et Haberland. Cette contradiction me semble provenir de ce que M. Warming, ayant porté ses recherches principalement sur les inflorescences, n'a guère rencontré que des bractées, c'est-à-dire des feuilles peu épaisses. Peut-être aussi la limite entre le périblème et le plérome a-t-elle été parfois reportée, par le savant danois, trop vers l'intérieur, de façon à attribuer à l'écorce une partie du cylindre central non encore différencié. J'ai déjà attiré l'attention sur ce point à la page 116.

Quoi qu'il en soit, au sommet végétatif du *Melilotus officinalis* (**207**, fig. 1, intercalée à la page 44 du texte danois), je suis porté à croire que le cylindre central pénètre dans la feuille aussi bien que dans le bourgeon. Chez le *Vallisneria spiralis* (**207**, pl. VI, fig. 4), on remarque, au contraire, que la feuille naissante n'est constituée que par le dermatogène et l'assise unique du périblème ; mais il s'agit ici d'une bractée, comme le texte de la page VI le fait

Digitized by Google

pressentir. La spathe de la même plante est plus simplifiée encore puisque, d'après M. Warming, elle serait formée presque uniquement par le dermatogène (**207**, pl. VI, fig. 5 et 6).

Je crois donc pouvoir conclure que le nombre des histogènes, qui a été trouvé de trois dans les feuilles du *Tradescantia virginica* (et, me semble-t-il, aussi dans le *Melilotus officinalis* de Warming), peut se réduire à deux et même à un seul dans certains organes appendiculaires plus ou moins rudimentaires. Assez souvent cette réduction se manifeste dans certaines régions de la feuille seulement : vers le sommet, vers les bords ou entre les nervures.

D'autre part, les recherches d'Haberland ayant porté sur des plantes aquatiques, par conséquent sur des plantes dégradées et simplifiées, ses conclusions ne peuvent pas être étendues d'emblée aux plantes terrestres.

Les résultats et les considérations exposés ci-dessus doivent être rapprochés de ceux formulés assez récemment par M. **Strasburger**, qui semblent les corroborer (**179**, p. 484). Au point de vue théorique, il est très important, dit-il, de constater que le tissu fondamental du cylindre central de la tige accompagne les faisceaux dans la feuille. L'auteur fait ressortir le contraste morphologique et physiologique qui existe entre le cylindre central contenant le système conducteur et l'écorce ou mésophylle contenant le système d'assimilation. Il cite ensuite, dans certaines Monocotylées et Dicotylées, des exemples de phlœoterme différencié en endoderme à l'intérieur des feuilles.

Dans la feuille du *Tradescantia,* l'équivalent du phlœoterme de la tige doit être cherché dans les assises *Més. i*^{1} et *Més. e*^{1} (fig. 222); mais ces deux assises ne sont pas différenciées du reste du mésophylle. Quant aux assises plissées pour lesquelles M. Strasburger réserve le nom d'endoderme, il ne faut leur attribuer qu'un caractère fonctionnel et non une valeur morphologique. On sait, en effet, combien est variable l'origine des assises à plissements dans les tiges; il en est vraisemblablement de même dans les feuilles. D'ailleurs, ce qui a été dit plus haut de la gaine des faisceaux dans les feuilles du *T. virginica* prouve qu'il est impossible d'y reconnaître un endoderme et un péricycle.

Digitized by Google

D'après M. **Douliot** (33, p. 321), il y a « indépendance complète des trois histogènes » dans le développement de la feuille du *Tradescantia Martensii*. Mes recherches sur le *T. virginica* conduisent au même résultat et permettent en outre de préciser exactement le rôle qui revient à chacun de ces histogènes dans la genèse des tissus de la feuille. Aussi ne peut-on se défendre d'un sentiment de surprise en lisant, dans un travail ultérieur de M. Douliot, que chez les Graminées tous les tissus du limbe foliaire sont engendrés par « l'épiderme primitif », c'est-à-dire par le dermatogène du sommet de la tige (34, pp. 97 et 101). Dans les figures 5 et 6 du mémoire de M. Douliot, les traits de force, destinés à séparer les tissus provenant des divers histogènes de la tige, ne semblent pas occuper des positions suffisamment justifiées. Il serait bien surprenant que la feuille des Graminées eût un mode de formation si différent de celui des Commélinées.

III. — *Histologie.*

1. Faisceaux. — **Duval-Jouve** (40, p. 355, 41, pp. 301 et 333) a distingué, dans les feuilles de Cypéracées et de Graminées, des faisceaux de divers ordres qu'il a qualifiés de primaires, secondaires, tertiaires et quaternaires. Ces faisceaux sont caractérisés par leur grosseur, par la nature, le nombre et le calibre des vaisseaux qu'ils renferment.

Trécul (182, p. 332) a reconnu aussi, dans diverses Liliacées, Iridées, etc., des nervures primaires ainsi que des nervures secondaires, tertiaires et quaternaires interposées entre les primaires.

Pour M. **Lignier** (105, p. 82), le système libéro-ligneux foliaire, autrement dit le « mériphyte », comprend tantôt un seul faisceau, tantôt quelques faisceaux dits principaux, tantôt enfin un plus grand nombre de faisceaux parmi lesquels il y a des faisceaux principaux et des cordons surnuméraires.

L'existence, dans la feuille, de faisceaux d'ordres différents est donc hors de doute, mais il me semble que ces ordres n'ont pas été précisés encore avec toute la netteté désirable. Aux caractères tirés de la grosseur, de la composition et de l'emplacement des faisceaux, il y a lieu d'ajouter ceux

Digitized by Google

fournis par leur longueur, leur parcours et le moment de leur différenciation. En tenant compte de toutes ces différences on peut, non seulement établir les catégories de faisceaux, mais les soumettre à une nomenclature rationnelle. Dans la feuille, comme dans la tige des Commélinées, on peut reconnaitre :

Un faisceau de 1er ordre : M (médian).
Des faisceaux de 2e — : L (latéraux).
— de 3e — : *m* et *i* (marginaux et intermédiaires).
— de 4e — : *m'* et *i'*.
— de 5e — : *m''* et *i''*.
— de 6e — : *m'''*.
Etc., etc...

Je me propose de développer ce sujet dans un travail ultérieur, de justifier cette nomenclature par des exemples pris dans les familles les plus diverses, tant dicotylées que monocotylées, et enfin d'en montrer les applications à l'anatomie comparée.

On sait que chez les Monocotylées, la première feuille de chaque bourgeon est située entre la tige mère et le bourgeon. Les botanistes allemands lui ont donné le nom de « Vorblatt », qui a été traduit par « préfeuille » par **J. Gay**. Plus tard **Duval-Jouve** a proposé de remplacer ce terme par celui de « primefeuille » (**42**, p. 78). L'atrophie des nervures, par suite des pressions, a déjà été constatée par divers auteurs qui se sont occupés de la préfeuille des Monocotylées et de la glumelle supérieure des Graminées, plus particulièrement par **E. Cosson** (**23**, p. 715).

2. Mésophylle et épiderme. — La feuille des Commélinées ne paraît pas avoir souvent fixé l'attention des anatomistes. **Pfitzer**, cependant, a reconnu (**135**) que les deux hypodermes aquifères du *Tradescantia discolor* dérivent du tissu fondamental foliaire et que les deux épidermes restent simples. Dans le *Begonia manicata*, au contraire, le tissu aquifère des deux faces proviendrait, selon lui, d'un recloisonnement tangentiel de l'épiderme.

L'épiderme des Commélinées a fourni l'un des types classiques de l'appareil stomatique. Dès 1854, **Garreau** (**54**) a saisi les traits principaux de

Digitized by Google

la formation des stomates de l'Éphémère des jardins et de l'évolution des cellules qui les avoisinent. Cette étude, qui remonte à une époque où les phénomènes de la division cellulaire étaient encore mal connus, contient quelques erreurs qu'il est inutile de relever ici.

M. **Strasburger** (**176**, p. 331) a décrit et figuré avec soin la formation des stomates du *Tradescantia zebrina* et du *Commelina communis*. **Sachs** (**154**, p. 104) a fait la même chose pour le *Commelina cœlestis*. M. **Dewildeman** (**31**) a trouvé dans la genèse des stomates du *Tradescantia virginica* un bon exemple de l'application des règles qui régissent l'attache des cloisons cellulaires. Je n'ai pu que confirmer les observations de ces botanistes et je me suis dispensé de reproduire les dessins que j'ai exécutés à cette occasion.

L'histologie des feuilles dans diverses familles monocotylées a fait l'objet de plusieurs monographies importantes. Outre les recherches rappelées ci-dessus de **Duval-Jouve** sur les Cypéracées et les Graminées (**39** à **41**), je mentionnerai encore celles de M. **Sauvageau** sur les Zostéracées (**158**), celles de M. **Ross** sur les Iridées (**142**), celles de M. **Chodat** et de M^me^ **Balicka-Iwanowska** (**19**) sur le même sujet, etc. Tous ces travaux ont été faits au point de vue systématique, de façon à permettre la détermination des genres et des espèces appartenant à une même famille. Ils présentent un très grand intérêt, et cela se conçoit aisément depuis que Vesque a montré que la structure des feuilles est éminemment propre à préciser les diagnoses spécifiques (**200**). Au point de vue de l'anatomie générale, je n'ai guère trouvé, dans ces mémoires, l'indication de faits de nature à être discutés ici et comparés à ceux qui nous ont été offerts par les feuilles du *Tradescantia*.

Digitized by Google

§ 7. — Observations physiologiques sur l'épiderme et l'hypoderme des feuilles.

Je ferai connaître ici quelques observations et expériences sur la fonction aquifère et sur la turgescence de certaines cellules.

I. — *Fonction aquifère de l'épiderme et de l'hypoderme.*

Probable déjà au simple examen de la structure de l'épiderme et de l'hypoderme, la fonction aquifère de ces tissus peut être démontrée par les expériences suivantes, qui permettent de mesurer le volume des cellules dans diverses circonstances.

Trois feuilles adultes de *T. virginica,* choisies aussi semblables que possible, ont été coupées contre la tige, puis abandonnées sur une table, exposées à la lumière diffuse et à une température de 18 à 20° C. Après trois jours, elles étaient légèrement fanées et s'étaient pliées le long de leur nervure médiane, l'épiderme interne (supérieur) étant tourné en dedans (*); elles étaient cependant encore vivantes, comme on le constatera par la suite.

La première feuille, après trois jours, fut tuée par la teinture d'iode, lavée à l'alcool 94, puis soumise à l'inclusion dans la celloïdine. Les coupes colorées au moyen de solutions alcooliques ont été montées au baume de Canada. La coupe transversale (fig. 242) montre, à un faible grossissement, des étranglements entre les nervures, étranglements particulièrement accentués à la face interne où se trouve l'hypoderme. A un grossissement plus fort (fig. 245), on reconnait que toutes les cellules épidermiques et hypodermiques se sont affaissées et que leurs cloisons latérales se sont plissées. Il y a eu collabescence dans ces deux tissus; les cellules à chlorophylle, au contraire, sont parfaitement intactes.

(*) Les feuilles du *Tradescantia virginica* se plient de cette façon chaque fois que la transpiration est beaucoup plus active que l'absorption de l'eau. Ce phénomène rappelle l'enroulement des feuilles de certaines Graminées qui se protègent ainsi contre un excès de transpiration. Chez le *T. virginica,* le pliement de la feuille résulte de la collabescence des cellules hypodermiques aquifères; elle ne peut guère avoir d'effet efficace parce que la majeure partie des stomates sont situés à la face externe (inférieure).

Digitized by Google

Les cellules collabescentes de l'épiderme interne de la figure 245 ne mesurent, en moyenne, que 25 μ d'épaisseur, tandis que sur une feuille fraîche, tuée par la teinture d'iode et soumise à l'inclusion dans la celloïdine, les mêmes cellules mesurent 85 μ d'épaisseur (fig. 222). Leur volume a donc diminué de plus des deux tiers! Le poids de l'eau cédée par l'épiderme interne est de $0^{gr},006$ par centimètre carré de surface foliaire.

La deuxième feuille a été traitée exactement comme la première, sauf qu'elle a séjourné trois heures dans de l'eau avant d'être tuée par la teinture d'iode. Elle a donc pu absorber et emmagasiner de l'eau après un flétrissement partiel. La coupe transversale (fig. 243) montre, en effet, que les étranglements ont presque entièrement disparu. Les cellules épidermiques ont repris tout leur volume, mais les cellules hypodermiques sont encore légèrement déprimées (fig. 246).

La troisième feuille a séjourné quatre jours sur la table au lieu de trois. Elle est restée ensuite dans l'eau pendant six heures; malgré cela elle est restée flasque. Traitée par la teinture d'iode et soumise à l'inclusion comme les deux précédentes, cette feuille a fourni des coupes complètement chiffonnées (fig. 244). Toutes les cellules sont affaissées et mortes; c'est ce qui explique que les cellules épidermiques et hypodermiques ont été incapables d'absorber et d'accumuler de l'eau (*).

Ces expériences démontrent donc que l'emploi de la teinture d'iode, l'inclusion à la celloïdine et le montage des coupes dans un milieu anhydre fixent les cellules collabescentes d'une façon complète. Cette fixation parfaite permet d'étudier commodément, au moyen de coupes, les variations de la forme et du volume des cellules épidermiques et hypodermiques du *T. virginica*. La fonction de ces cellules est bien d'accumuler de l'eau pour la céder, aux heures de grande transpiration, aux cellules à chlorophylle qui résistent ainsi plus longtemps au flétrissement.

(*) On remarquera que les feuilles détachées de la tige sont mortes après quatre jours, tandis que celles laissées sur une tige coupée au niveau du sol sont encore vivantes après huit ou dix jours (voir p. 147). Ces faits confirment ce qui a été dit de l'efficacité des réserves d'eau contenues dans les lacunes ligneuses et le parenchyme interfasciculaire de la tige (pp. 136 et 146).

Digitized by Google

HISTORIQUE.

Lorsque **Vesque** (**196**) eut montré que l'absorption et la transpiration ne sont pas nécessairement proportionnelles, on comprit l'utilité d'une réserve transpiratoire dans les plantes. Plusieurs travaux de Vesque (notamment **197**) aboutirent à cette conclusion, que les vaisseaux et parfois les trachéides jouent le rôle de réservoirs d'eau.

MM. **Pfitzer** (**135**), **Westermaier** (**209**), **Haberland** (**72**) et plusieurs autres auteurs ont attribué le même rôle à certains hypodermes, particulièrement à celui du *Tradescantia discolor* (*).

La démonstration de la fonction aquifère de certains épidermes n'a été faite par **Vesque** que plus tard (**198**). Ses expériences ont été réalisées au moyen d'une méthode ingénieuse : mensuration par la vis micrométrique de la hauteur des cellules épidermiques traitées par des solutions salines. Après avoir constaté que l'épiderme de presque toutes les plantes terrestres joue le rôle de réservoir d'eau, l'auteur s'est attaché à étudier quelques cas dans lesquels cette fonction est surtout manifeste. Ses études ont porté principalement sur le *Tradescantia zebrina* (**), espèce pourvue d'un épiderme aquifère très développé, mais privée de cellules hypodermiques aquifères.

Une première série d'expériences a démontré qu'en général l'épiderme supérieur (interne) cède de l'eau au parenchyme beaucoup plus facilement que l'épiderme inférieur (externe). Une autre série a prouvé que toutes les cellules épidermiques sont solidaires, en d'autres termes que la perte d'eau subie par l'une d'entre elles est répartie aussitôt sur toutes les autres. Cette solidarité s'explique par la présence des ponctuations en forme de boutonnières qui sont échelonnées sur les parois latérales.

D'expériences osmotiques très variées, l'auteur a conclu : 1° que la cellule turgescente résiste bien à des pressions mécaniques modérées, tandis qu'après plasmolyse la membrane cellulaire devient le jouet des actions mécaniques

(*) *Rheo discolor* Hance.
(**) *Zebrina pendula* Schnizl.

Digitized by Google

les plus faibles; 2° que l'absorption et l'émission de l'eau par les cellules de l'épiderme et par conséquent leurs changements de volume, reposent sur des phénomènes osmotiques. Dans une solution de salpêtre à 2 °/₀ abandonnée à l'évaporation, les cellules épidermiques du *T. zebrina* peuvent perdre près du tiers de leur volume initial sans se plasmolyser (sans qu'il y ait contraction du protoplasme).

Une grande partie de la propriété osmotique de l'épiderme paraît revenir au nitrate de potasse : l'évaporation d'une gouttelette de suc cellulaire abandonne, en effet, de nombreux cristaux de ce sel. Quant à la quantité d'eau mise à la disposition du tissu transpirateur, Vesque l'estime à $0^{gr},012$ par centimètre carré d'épiderme.

Il est facile de comparer ces résultats à ceux obtenus dans le *T. virginica,* bien que les méthodes d'observation aient été différentes (*).

1° Les cellules de l'épiderme interne du *T. zebrina* sont beaucoup plus volumineuses que celles du *T. virginica :* toutes leurs dimensions sont plus grandes, comme j'ai pu le constater par un grand nombre de mesures, mais la différence porte principalement sur l'épaisseur : 330 μ dans le premier de ces épidermes, 85 μ seulement dans le second.

2° Vesque évalue à $0^{gr},012$ par centimètre carré de surface foliaire la quantité d'eau cédée par l'épiderme supérieur, tandis que dans le *T. virginica* j'ai trouvé seulement $0^{gr},006$, soit la moitié.

3° Dans le *T. zebrina,* Vesque a observé que la réduction du volume des cellules est d'un tiers environ; dans le *T. virginica,* j'ai constaté une diminution de plus des deux tiers.

4° La fonction aquifère de l'épiderme dans le *T. zebrina* est beaucoup plus considérable que dans le *T. virginica,* mais la première de ces espèces ne possède pas de cellules hypodermiques aquifères comme la seconde.

(*) Vesque a mesuré les variations du volume des cellules sous l'influence des solutions salines. Je les ai mesurées, au contraire, sous l'influence de la transpiration et de l'absorption de l'eau. La méthode de Vesque ne peut s'appliquer commodément qu'aux tissus susceptibles d'être isolés en lame mince et intacte comme l'épiderme; la nouvelle méthode, consistant dans l'exécution de coupes après fixation et inclusion convenables, pourra être appliquée à l'examen des tissus les plus profonds, tels que le parenchyme des feuilles de Crassulacées, des tiges des Cactées, etc.

Digitized by Google

II. — *Turgescence des cellules épidermiques, des cellules hypodermiques et des cellules stomatiques.*

Des expériences ont été faites à l'arrière-saison au moyen des gaines foliaires qui entourent les jeunes pousses hibernantes; d'autres ont été exécutées l'été suivant avec le limbe des feuilles aériennes de la plante adulte. Sur les gaines foliaires, il est facile d'arracher l'épiderme à la pince, parce que ce tissu adhère peu au mésophylle. Les cellules épidermiques, qui sont alors parfaitement intactes, se prêtent très bien aux expériences de plasmolyse. Sur le limbe des feuilles aériennes, il est plus difficile d'obtenir, par arrachement, des lambeaux d'épiderme suffisamment intacts. Les cellules épidermiques y adhèrent plus fortement au mésophylle et l'on ne peut parfois les séparer sans déchirure des cloisons inférieures, ce qui empêche la plasmolyse de se manifester par la suite. Dans le limbe des feuilles, il convient donc d'opérer des coupes tangentielles au scalpel, coupes qui ont d'ailleurs l'avantage de fournir en même temps un certain nombre de cellules aquifères hypodermiques et de cellules chlorophylliennes intactes.

La préparation bien fraîche, obtenue par arrachement dans le premier cas, par section dans le second, peut être plasmolysée graduellement ou brusquement. Parfois, enfin, il est préférable de soumettre la feuille tout entière à l'action des liquides plasmolysants. De là trois méthodes qu'il faut préciser.

Première méthode : La préparation étant dans l'eau, on fait passer lentement, entre la lame et la lamelle, une solution de chlorure de sodium, de nitrate de potassium, de sucre ou de glycérine. La concentration du liquide qui baigne l'objet augmente alors graduellement et on peut suivre, sous le microscope, toutes les phases de la plasmolyse, puis rendre aux cellules leur turgescence en faisant passer en sens inverse un courant d'eau pure.

Deuxième méthode : La préparation fraîche est placée directement dans une goutte d'une solution titrée de NaCl ou de KNO^3, puis examinée immédiatement. La même préparation peut être portée successivement dans des solutions titrées de plus en plus concentrées (1 °/₀, 1 ½ °/₀, 2 °/₀, 2 ½ °/₀, 3 °/₀, 4 °/₀, 5 °/₀, 6 °/₀, 8 °/₀, 10 °/₀, 15 °/₀, 20 °/₀...), mais il vaut mieux,

Digitized by Google

en général, faire une série de préparations et déposer chacune d'elles dans une seule solution. On trouve ainsi, assez exactement, le degré de concentration nécessaire pour amener la contraction de l'utricule protoplasmique de chaque catégorie de cellules.

Troisième méthode : Des feuilles adultes bien vivantes sont déposées pendant plusieurs heures ou même plusieurs jours, soit dans l'eau, soit dans des solutions titrées de KNO^3. C'est seulement lorsque tous les tissus ont pris le degré de turgescence ou de plasmolyse en rapport avec le liquide ambiant qu'on pratique des sections tangentielles ou des coupes transversales. Les premières peuvent se faire au scalpel et s'observer dans une goutte du liquide ambiant. Pour les secondes, il faut tuer par la teinture d'iode les feuilles au sortir du liquide dans lequel elles ont séjourné, puis les inclure à la celloïdine et les couper au microtome. L'expérience m'a démontré que dans ces préparations les cellules ont gardé les caractères qu'elles présentaient au moment de la fixation par l'iode.

Nous ferons connaître successivement les résultats obtenus avec les cellules épidermiques, les cellules hypodermiques aquifères, les cellules à chlorophylle et les cellules stomatiques.

1. Cellules épidermiques.

Les cellules épidermiques très jeunes ne sont pas susceptibles de se plasmolyser d'une façon appréciable : leur protoplasme très dense, en effet, ne contient pas encore de vacuoles de suc cellulaire. Un peu plus tard (lorsque les cellules mères des stomates existent, mais ne sont pas encore accompagnées des cellules annexes), le protoplasme des cellules épidermiques proprement dites commence à se détacher de la membrane cellulaire sous l'influence d'une solution de KNO^3 contenant au moins 5 % de ce sel (fig. 256). Plus tard encore (lorsque les cellules mères des stomates sont accompagnées des cellules annexes et commencent à se cloisonner), le même phénomène se produit avec une solution de KNO^3 à 3 $^1/_2$ % (fig. 257). A l'état adulte, enfin, une solution de KNO^3 à 2 % suffit (fig. 258). Conservées dans l'eau pure, les cellules épidermiques adultes meurent

Digitized by Google

généralement après deux ou trois jours et leur utricule protoplasmique perd toute turgescence (fig. 259).

Ces premiers résultats, obtenus d'une façon précise par la deuxième méthode, démontrent que la quantité des substances avides d'eau contenues dans les cellules épidermiques diminue avec l'âge ou du moins n'augmente pas proportionnellement à l'accroissement de ces cellules.

D'autre part, si l'on cherche à calculer, par la méthode plasmolytique de H. de Vries (202), la valeur de la turgescence des cellules épidermiques adultes, on trouve 4 $^1/_2$ atmosphères. Mais ce chiffre me semble trop élevé. On sait, en effet, par l'exemple classique du *Cephalaria leucantha* (204), qu'au moment où l'utricule protoplasmique commence à se détacher de la membrane cellulaire, la cellule a déjà perdu une certaine quantité d'eau. L'expérience suivante démontre que, dans le *Tradescantia,* cette quantité est loin d'être négligeable. Un lambeau d'épiderme adulte bien intact, déposé dans l'eau sur une lame de verre, est replié sur lui-même, la cuticule en dedans. En mettant au point la partie recourbée, on peut dessiner à la chambre claire la coupe optique des cellules complètement turgescentes (fig. 260). On fait ensuite passer très lentement une solution saline très diluée (première méthode). Le volume des cellules diminue progressivement jusqu'à se réduire à la moitié environ de ce qu'il était au début, l'utricule protoplasmique restant adhérente à la membrane cellulaire (fig. 261). Puis brusquement, sous l'influence d'une concentration un peu plus grande, l'utricule se détache de la paroi (*).

Les phénomènes qui se produisent dans les cellules vivantes sous l'action des substances avides d'eau comprennent donc deux périodes : durant la première, le corps protoplasmique, en se contractant, entraine avec lui la membrane cellulaire, il y a *déturgescence;* durant la seconde, il abandonne la membrane et continue à se contracter seul, il y a *plasmolyse.* La durée relative de ces deux périodes doit certainement varier beaucoup suivant la

(*) Cette expérience ne réussit bien qu'avec l'épiderme des gaines foliaires, probablement parce que la cuticule y est plus souple et permet de recourber convenablement l'épiderme.

Digitized by Google

nature des cellules considérées dans diverses espèces de plantes. La première période est sans doute négligeable lorsque les membranes cellulaires sont peu extensibles et incapables de collabescence (cellules du *Cephalaria leucantha* cité plus haut); elle acquiert, au contraire, une grande importance lorsque les membranes cellulaires sont très extensibles ou capables de collabescence : l'épiderme du *Tradescantia* est dans ce cas (*).

Par une tout autre méthode, Vesque a constaté, dans le *Tradescantia zebrina*, qu'une cellule de l'épiderme peut « perdre, sans se plasmolyser, près du tiers de son volume initial dans une solution de salpêtre à 2 °/₀ abandonnée à l'évaporation » (198, p. 467).

Puisqu'il est bien établi que le début de la plasmolyse ne marque pas le commencement de la détente du corps protoplasmique, il est évident que la méthode de H. de Vries ne peut fournir d'indication précise sur la valeur de la turgescence des cellules capables de collabescence : le chiffre trouvé en basant les calculs sur le titre de la solution produisant la plasmolyse est certainement trop élevé dans ce cas (**).

(*) A l'état de turgescence on oppose généralement l'état de plasmolyse, mais ce dernier ne marque que la seconde phase du phénomène de détente. Dès lors, il me paraît utile de pouvoir désigner par le terme « déturgescence » ce qui se produit avant la plasmolyse. Parfois même, celle-ci ne se manifeste pas. Ainsi lorsqu'on plonge une Spirogyre dans la glycérine, toutes les cellules de cette algue s'écrasent sans que l'utricule protoplasmique se détache de la membrane : dans ce cas, il y a déturgescence, mais il n'y pas de plasmolyse.

On conçoit que la plasmolyse se produira à un moment variable selon les qualités physiques de la membrane (extensibilité, souplesse, collabescence). Si dans certains cas la plasmolyse est si rapide qu'elle rend la déturgescence à peu près nulle, l'épiderme du *Tradescantia* montre clairement qu'il n'en est certainement pas toujours ainsi.

(**) Il m'a paru que ce sujet méritait de fixer l'attention. Dès la fin de l'année 1897, je l'ai soumis à M. le professeur L. Errera, si compétent en ces questions délicates de physiologie. Je dois m'en féliciter puisque, à la suite de cette communication, mon savant collègue a bien voulu m'adresser la lettre suivante, que je reproduis avec son autorisation. Je saisis cette occasion pour remercier cordialement M. le professeur L. Errera pour l'intérêt qu'il a bien voulu porter à mes recherches et pour la bienveillance avec laquelle il m'a permis de publier à cette place des renseignements dont l'importance n'échappera à personne.

« Mon cher Collègue,

Vous avez bien voulu me communiquer vos remarques au sujet de la détermination

Digitized by Google

Après avoir déterminé, aux divers âges de la cellule, les quantités minima de KNO^3 nécessaires pour plasmolyser le corps protoplasmique, nous allons étudier l'effet des solutions salines diversement concentrées sur des cellules adultes vues de face.

du pouvoir osmotique des cellules *collabescentes* et me demander mon avis sur cette question.

Évidemment, lorsque la cellule subit une diminution notable de volume avant de se plasmolyser, on doit, comme vous le dites, en tenir compte : car il en résulte une concentration croissante de son suc cellulaire, et les valeurs fournies par la méthode plasmolytique ordinaire seront donc supérieures à sa turgescence initiale. Bien que l'on ne paraisse pas s'être beaucoup préoccupé de cette correction, certains physiologistes y ont déjà songé, et Pfeffer, par exemple, dans la nouvelle édition de sa *Pflanzenphysiologie* (2e éd., 1897, I, p. 127), y fait nettement allusion.

Comment trouver alors le *pouvoir osmotique exact* de la cellule? On ne peut chercher à déterminer une solution-limite qui amènerait le début de la diminution de volume de la cellule, car une telle limite n'existe pas : toute solution extérieure, pour peu qu'elle soit plus concentrée que le milieu normal, doit provoquer une certaine rétraction des cellules collabescentes, la pression interne étant toujours diminuée du montant de la pression extérieure, quelque minime que soit celle-ci.

Mais il y a un moyen bien simple de tourner la difficulté. Il suffit, en effet, de mesurer les dimensions de la cellule avant de la soumettre à aucune expérience, puis de déterminer la solution (de nitrate de potassium, par exemple) qui amène chez elle le début de la plasmolyse, et de mesurer de nouveau ses dimensions à ce moment. Si la forme de la cellule n'est pas trop compliquée, on déduira de là la diminution de volume qu'elle a subie ; et, en supposant que l'on ajoute à son suc cellulaire — dont on connaît le pouvoir osmotique au moment de la plasmolyse — la quantité d'eau nécessaire pour lui faire reprendre son volume initial, on obtiendra, très approximativement, le pouvoir osmotique (en NO^3K) qu'il avait avant toute collabescence.

Les expériences de vérification que M. Van Rysselberghe a eu l'obligeance d'exécuter à l'Institut botanique de Bruxelles, confirment pleinement ce qui précède.

Tout d'abord, des cellules de *Cladophora* et de *Spirogyra*, dont la plasmolyse se produit respectivement par des solutions de 0.17 et 0.15 molécule-gramme de nitrate de potassium par litre, diminuent déjà sensiblement de volume dans une solution de 0.02 molécule-gramme de NO^3K — solution d'un pouvoir osmotique certainement inférieur au leur.

Voici maintenant le calcul du *pouvoir osmotique exact* dans le cas d'une cellule cylindrique.

Soit R le rayon de la cellule à l'état normal ;

L sa longueur à l'état normal ;

r le rayon de la cellule au moment de la plasmolyse ;

l sa longueur au même moment ;

p son pouvoir osmotique déterminé par plasmolyse ;

x son pouvoir osmotique vrai, avant toute collabescence.

Digitized by Google

Les solutions de KNO^3 à $^1/_2$ °/₀, 1 °/₀, 1 $^1/_2$ °/₀ ne produisent aucun résultat visible au microscope parce que la déturgescence a simplement pour effet

D'après le principe que la pression osmotique d'une solution donnée est en raison inverse de sa dilution, c'est-à-dire du volume qu'elle occupe, on a :

$$\frac{x}{p} = \frac{\pi r^2 l}{\pi R^2 L},$$

d'où

$$x = \frac{pr^2 l}{R^2 L}.$$

Exemples : I. *Spirogyra jugalis.*

Pouvoir osmotique déterminé par la méthode plasmolytique (trois expériences concordantes) :

$$p = 0.18 \text{ mol.-gr. } NO^3K.$$

Dimensions dans le milieu normal { Longueur du protoplaste : L = 22 divis. microm. ; Diamètre : 2R = 14 —

Id. dans 0.17 mol.-gr. NO^3K { Longueur : l = 20.5 div. microm. ; Diamètre : $2r$ = 14 —

Pouvoir osmotique vrai :

$$x = \frac{pr^2 l}{R^2 L} = \frac{0.18 \times 7^2 \times 20.5}{7^2 \times 22} = 0.168.$$

II. *Spirogyra orbicularis.*

Pouvoir osmotique déterminé par la méthode plasmolytique (une expérience) :

$$p = 0.19 \text{ mol.-gr. } NO^3K.$$

Dimensions dans le milieu normal { Longueur du protoplaste : L = 11 divis. microm. ; Diamètre : 2R = 15 —

Id. dans 0.18 mol.-gr. NO^3K { Longueur : l = 11 divis. microm. ; Diamètre : $2r$ = 13.75 —

Pouvoir osmotique vrai :

$$x = \frac{pr^2 l}{R^2 L} = \frac{0.19 \times 6.87^2 \times 11}{7.5^2 \times 11} = 0.159.$$

La correction due à la rétraction de la cellule avant la plasmolyse n'est donc nullement négligeable, même pour les *Spirogyra ;* elle doit être plus sensible encore quand il s'agit de cellules très collabescentes, comme celles de l'épiderme de *Tradescantia* que vous avez étudiées avec tant de soin.

Bien amicalement à vous,

ERRERA.

Ce 10 août 1898. »

Digitized by Google

de diminuer la hauteur des cellules. Dans la solution à 2 °/₀, le protoplasme commence à se détacher de la membrane cellulaire aux points de jonction des cloisons (fig. 262). Cela semble indiquer que l'utricule protoplasmique adhère plus fortement aux endroits garnis de ponctuations. Avec des solutions à 4 °/₀, 6 °/₀, 8 °/₀, 10 °/₀ et 20 °/₀, la contraction s'accentue de plus en plus.

L'utricule protoplasmique plasmolysée se présente sous divers aspects : masse irrégulièrement étoilée, restant adhérente aux parois latérales par de larges surfaces (fig. 263); masse étoilée comme la précédente, mais montrant en plus de nombreux fils protoplasmiques très fins (fig. 264); masse plus arrondie avec des fils fins (fig. 265); masse tout à fait arrondie, rattachée à la membrane par un grand nombre de fils très fins (fig. 266). Dans tous ces cas, la plasmolyse est normale (*).

Ces divers aspects ne sont pas des formes successives, car elles se produisent d'emblée et conservent longtemps leurs caractères propres. Je n'ai pu préciser exactement les conditions qui les déterminent. Les formes étoilées s'obtiennent ordinairement lorsqu'on opère graduellement (première méthode); les formes arrondies dominent quand on fait agir brusquement une solution plasmolysante assez concentrée (deuxième méthode). Dans certaines circonstances cependant la première méthode donne aussi toutes formes arrondies. Un facteur important semble être le degré de vitalité des cellules.

Les fils protoplasmiques si fins qui rattachent la masse plasmolysée à la membrane, aboutissent aux ponctuations : presque toujours, ils se correspondent exactement d'une cellule à l'autre (fig. 265 et 266). Ces fils ne doivent pas être confondus avec les cordons protoplasmiques qui existent dans les cellules avant la plasmolyse et qui sont encore visibles lorsque celle-ci est peu accentuée. Les premiers vont de l'utricule plasmolysée à la membrane et ne sont jamais ramifiés; ils résultent de la continuité du protoplasme à travers les ponctuations. Les seconds vont du protoplasme circumnucléaire à l'utricule protoplasmique, et souvent sont ramifiés.

(*) Lorsque la plasmolyse s'est produite, les ponctuations des parois latérales des cellules épidermiques deviennent beaucoup plus visibles (fig. 263 à 266).

Digitized by Google

Si l'on fait passer un courant d'eau pure sur les cellules plasmolysées, on voit l'utricule gonfler comme si elle était soufflée intérieurement et reprendre sa position primitive. Si, au contraire, on conserve durant vingt-quatre heures les cellules à l'état de plasmolyse dans la solution saline, les prolongements et les fils protoplasmiques disparaissent; la matière colorante du suc cellulaire diffuse à l'extérieur; le passage de l'eau pure ne fait plus gonfler l'utricule : les cellules sont mortes. Il est à noter que des cellules épidermiques déposées dans de l'eau distillée sans avoir subi l'action d'aucun réactif, meurent après un temps plus ou moins long. Dans ces cellules mortes, le protoplasme flétri et contracté ne présente jamais de fils le rattachant aux ponctuations de la membrane cellulaire (fig. 259).

Lorsqu'on traite l'épiderme au moyen d'une substance très avide d'eau, comme la glycérine anhydre, une solution concentrée de sucre ou de gomme arabique, en suivant la deuxième méthode, les cellules sont instantanément comprimées : leur protoplasme ne se détache pas de la membrane cellulaire. On voit à la figure 267 une cellule ainsi traitée. Son aspect est exactement celui d'une cellule écrasée entre deux verres : les cloisons latérales, normalement verticales, sont couchées et la cavité cellulaire n'existe plus. Il n'y a pas eu plasmolyse, mais brusque déturgescence.

3. Cellules hypodermiques aquifères.

Ces éléments se comportent comme les cellules épidermiques. Leur étude, rendue plus difficile par leur situation, nécessite l'usage de coupes tangentielles ou radiales. Ces cellules sont éminemment collabescentes, comme on peut s'en assurer par des coupes transversales de feuilles fixées par la teinture d'iode et soumises à l'inclusion (fig. 245). Après plasmolyse, la membrane cellulaire laisse apercevoir des ponctuations analogues à celles des cellules épidermiques (fig. 268).

Digitized by Google

3. Cellules a chlorophylle.

Les cellules à chlorophylle possèdent une turgescence notablement plus forte que celle des cellules épidermiques. Dans une feuille adulte, il suffit d'une solution à 2 °/₀ de KNO^3 pour plasmolyser l'utricule protoplasmique des cellules épidermiques, tandis qu'il faut une solution à 5 °/₀ pour obtenir le même effet dans les grandes cellules pauvres en chlorophylle et une solution à 8 ou 10 °/₀ pour les petites cellules riches en chlorophylle. De plus, les cellules à chlorophylle ne sont pas capables de collabescence.

4. Cellules stomatiques.

Les cellules de bordure des stomates, ou cellules stomatiques, contiennent de la chlorophylle et sont aussi très turgescentes. Il faut parfois 7 ou 8 °/₀ de KNO^3 pour contracter leur protoplasme au point de le détacher de la paroi cellulaire. Mais bien au-dessous de cette limite, les variations de turgescence des cellules stomatiques se manifestent par d'autres phénomènes importants : l'ouverture et la fermeture de la fente du stomate. A ce point de vue, il y a lieu de distinguer les phénomènes qui se produisent dans les conditions normales de la végétation et les phénomènes qui se manifestent dans certaines conditions expérimentales spéciales.

A. Fonctionnement normal des stomates.

Dans les conditions ordinaires de la végétation, la fente des stomates mesure environ $0^{mm},015$ de largeur, comme on peut le constater sur un lambeau d'épiderme enlevé au scalpel et rapidement observé dans l'huile ou dans une solution de KNO^3 à 1 °/₀ (fig. 269). Conservés durant plusieurs heures dans cette solution à 1 °/₀, les stomates d'ailleurs ne subissent aucune modification.

Au moyen d'une solution saline plus concentrée, on peut enlever de l'eau aux cellules stomatiques : leur turgescence diminuant, elles se rapprochent l'une de l'autre et le stomate se ferme. Dans le *T. virginica*, ce résultat est

Digitized by Google

obtenu avec une solution de KNO^3 à 2 % (lorsqu'il fait chaud et sec) ou avec une solution de 4 à 5 % (lorsqu'il fait chaud et humide) (fig. 270). En été, dans l'air sec du laboratoire (température = 25° C.), les stomates se ferment rapidement lorsqu'une feuille est détachée de la plante.

Si, au lieu de diminuer la turgescence des cellules stomatiques, on l'augmente en plongeant l'épiderme dans de l'eau distillée, les stomates ne tardent pas à se fermer également. Quatre ou cinq minutes suffisent parfois pour produire ce résultat.

Un lambeau d'épiderme étant amené à cet état de turgescence par un séjour d'une heure dans l'eau distillée, peut servir à une expérience extrêmement démonstrative. La préparation dans l'eau est maintenue fixe sous le microscope; on fait passer quelques gouttes d'une solution de KNO^3 à 1 %, puis successivement quelques gouttes d'une solution à 1 $^1/_2$ %, à 2 %, à 2 $^1/_2$ %, à 3 %, à 3 $^1/_2$ %, à 4 % et finalement à 5 %. L'expérience, conduite très lentement, dure une heure. Les stomates *fermés* dans l'eau distillée (fig. 271) s'*ouvrent* lorsque le liquide ambiant a atteint une concentration de 1 $^1/_2$ % environ (fig. 272); ils se *referment* lorsque la concentration approche de 3 %. A 5 %, le protoplasme des cellules stomatiques commence à se plasmolyser. Le moment précis de l'ouverture des stomates, celui de leur fermeture et enfin celui de la plasmolyse varient d'ailleurs un peu d'une expérience à une autre. On conçoit en effet que les cellules stomatiques contenant de la chlorophylle puissent renfermer des quantités variables de substances assimilées; leur turgescence initiale ne sera donc pas toujours la même.

La forme des cellules stomatiques, vues en section transversale optique, varie selon le milieu dans lequel se trouve la préparation. Ainsi une coupe transversale, pratiquée dans une feuille vivante et observée dans l'eau, montre des cellules stomatiques semblables à celles de la figure 230^a. Les réactifs hydratants, comme la potasse, l'eau de Javelle, etc., font gonfler certaines régions de la paroi cellulaire et rendent la cavité plus petite (fig. 230^b, coupe traitée par l'eau de Javelle et observée dans la glycérine diluée). Au contraire, les réactifs déshydratants font paraître les parois beaucoup plus minces et la cavité plus grande (fig. 230^c, coupe traitée par

Digitized by Google

l'alcool absolu, colorée au moyen d'une solution alcoolique et montée au baume de Canada). Les parois des cellules stomatiques sont donc partiellement collenchymateuses et les variations de leur degré d'imbibition sont certainement de nature à modifier la forme même de la section de ces cellules.

Un dernier point est à fixer. Désignons par d le diamètre transversal d'un stomate et par D le diamètre longitudinal (fig. 273 et 274). En comparant un grand nombre de dessins représentant des stomates observés dans diverses conditions, il est facile de s'assurer que le diamètre D se raccourcit très légèrement lorsque d augmente, c'est-à-dire quand le stomate s'ouvre. Comme exemple, on peut citer le stomate représenté par les figures 273 et 274 : sitôt arraché de la feuille, le stomate était ouvert, $d = 48\ \mu$, $D = 63\ \mu$. Dès que la fente fut fermée par l'action du KNO^3 à 4 %, $d = 41\ \mu$, $D = 65\ \mu$.

B. Fonctionnement des stomates dans certaines conditions expérimentales.

Premier cas : Nous venons de voir qu'en plongeant dans l'eau un lambeau d'épiderme ou une feuille entière, on provoque la fermeture des stomates. Mais si on laisse séjourner une feuille dans l'eau pendant un ou plusieurs jours en l'exposant à la lumière, on constate que tous les stomates s'ouvrent très largement et se remplissent d'eau. La fente mesure alors $0^{mm},03$ et même $0^{mm},04$ de largeur, au lieu de $0^{mm},015$ (fig. 275, feuille ayant séjourné trente-six heures dans l'eau; fig. 276, feuille ayant passé dix-neuf jours dans l'eau).

Lorsque la feuille a séjourné vingt-quatre heures dans l'eau, les stomates ne se ferment que dans une solution contenant de 8 à 10 % de KNO^3. Lorsque la feuille a passé quatre jours dans l'eau, il faut employer une solution à 20 %. Lorsqu'elle a séjourné dix jours au moins, il faut employer une solution à 35 %. Une fois la fermeture des stomates obtenue, une légère augmentation de la concentration entraîne la plasmolyse violente du contenu des cellules stomatiques.

Digitized by Google

Il faut en conclure, semble-t-il, que lorsqu'une feuille est conservée longtemps dans l'eau à la lumière, la turgescence des cellules stomatiques peut atteindre une valeur énorme et anormale.

Le même phénomène a été constaté dans des conditions qui se rapprochent davantage des conditions ordinaires de la végétation. Une plante cultivée en pot depuis longtemps a été placée sous une cloche recouverte d'un voile noir, le pot plongeant dans un récipient plein d'eau. Après un séjour de quarante-huit heures dans cette atmosphère saturée d'humidité, la plante étant gorgée d'eau, les stomates ont été trouvés largement ouverts; la fermeture ne s'est produite que dans le KNO^3 à 10 ou 12 °/₀ (2 à 5 °/₀ suffisent dans les conditions normales, comme il a été dit plus haut).

Deuxième cas : Les phénomènes décrits ci-dessus se produisent plus rapidement lorsque la feuille est conservée dans une solution de KNO^3 à 3 °/₀ (fig. 277). Après une nuit déjà, le contenu des cellules épidermiques est plasmolysé et même désagrégé. Celui des cellules stomatiques est, au contraire, extrêmement turgescent. Les stomates, largement ouverts, ne se ferment que dans une solution de KNO^3 à 20 °/₀ ou même 25 °/₀. Quant à la plasmolyse, elle ne s'effectue dans les cellules stomatiques qu'avec une solution saturée, c'est-à-dire contenant près de 40 °/₀ de sel.

Il est à remarquer que dans ce deuxième cas, la turgescence des cellules épidermiques ayant disparu, les cellules annexes à droite et à gauche des stomates n'exercent plus de pression sur les cellules stomatiques, et celles-ci peuvent plus facilement s'écarter l'une de l'autre.

Troisième cas : Des feuilles ont été laissées, pendant trois semaines, sur du papier mouillé, sous cloche, dans une atmosphère humide et à la lumière diffuse. Lorsque ces feuilles devenues brunes et flasques commencèrent à pourrir, j'ai constaté que toutes les cellules du mésophylle et de l'épiderme étaient mortes et envahies par des bactéries. Les cellules stomatiques, seules vivantes, avaient conservé leur contenu sensiblement intact. Elles étaient si fortement arquées que la fente du stomate était démesurément ouverte et même défigurée (largeur, $0^{mm},04$ à $0^{mm},05$) (fig. 278). On remarquera aussi que les cellules annexes de droite et de gauche étaient comprimées au point de n'être plus visibles parfois (fig. 279).

Digitized by Google

Les solutions de KNO^3 à 1, 2, 3, 5, 8, 10, 15 % n'ont donné aucun résultat; à partir de 20 %, les stomates les plus déformés, comme celui de la figure 279, ont repris une forme plus régulière, indiquée par la figure 281, et les cellules annexes ont réapparu. Il a été impossible d'amener la fermeture complète d'aucun stomate. Quant à la plasmolyse, elle n'a pu être obtenue avec une solution saturée de KNO^3, mais seulement avec une solution contenant 35 % de NaCl (fig. 282). Dans ce cas, on observe donc la plasmolyse des cellules stomatiques bien que la fente du stomate soit encore ouverte; au contraire, dans les deux cas précédents, comme dans les conditions normales, la fermeture du stomate précédait toujours la plasmolyse.

Il est manifeste que dans ce troisième cas, les stomates ne fonctionnaient plus régulièrement : dans un petit nombre d'exemples, j'ai même pu constater que, les cellules annexes étant détruites, les cellules stomatiques étaient comme dissociées (fig. 280). Cependant, le haut degré de turgescence de ces cellules stomatiques ne semble pas pouvoir être mis en doute, vu leur résistance à la plasmolyse.

Les nombreuses observations qui ont fait l'objet de l'exposé analytique qui précède doivent être discutées et rapprochées des faits déjà connus. C'est cette synthèse que nous allons tenter dans l' « Historique » suivant, pour en tirer des conclusions.

HISTORIQUE.

Il n'est pas possible, à l'occasion des observations physiologiques faites sur l'épiderme et les stomates du *T. virginica,* d'analyser ici les beaux travaux de **H. de Vries** sur la plasmolyse (**203**), ceux de **Mohl** (**126**), de **Muller** (**130**), de **Schwendener** (**168**), de **Leitgeb** (**96**), de **Sachs** (**154**) et d'**Errera** (**49**) sur le fonctionnement des stomates. Ces sujets généraux nous entraîneraient trop loin des Commélinées. Je me bornerai donc à résumer les faits énoncés dans le paragraphe précédent, en les comparant aux faits semblables déjà étudiés par d'autres auteurs.

Les cellules épidermiques ne réagissent pas de la même manière à tous les moments de leur vie. Lorsqu'elles sont jeunes, elles opposent une grande

Digitized by Google

résistance à la plasmolyse. Elles sont alors très riches en substances avides d'eau, ce qui facilite certainement leur accroissement; leur volume définitif équivaut, en effet, à quatre cents fois environ leur volume primordial. A l'état adulte, les cellules épidermiques, comme aussi les cellules hypodermiques aquifères, ont une turgescence notablement plus faible que celle des cellules à chlorophylle : elles cèdent donc de l'eau à ces dernières toutes les fois que l'absorption par les racines ne contrebalance pas la transpiration.

Toutes les cellules aquifères (épidermiques et hypodermiques) diminuent très facilement de volume en plissant leurs minces parois latérales. Dans les liquides plasmolysants dont la concentration va croissant, la collabescence se produit longtemps avant la plasmolyse du protoplasme. Il est possible de réduire ainsi de moitié le volume des cellules épidermiques sans provoquer la plasmolyse. Dans le cas de transpiration à l'air libre, l'épiderme interne d'une feuille séparée de la plante diminue de plus des deux tiers de son volume, tout en conservant la faculté de reprendre ses dimensions normales dès que la quantité d'eau disponible est suffisante. La grande amplitude de la période de déturgescence des cellules aquifères est éminemment favorable à leur fonction.

H. de Vries (203) a fait connaître, en opposition avec la plasmolyse normale, certains cas exceptionnels dans lesquels le protoplasme extérieur périt rapidement, tandis que le protoplasme formant la paroi des vacuoles subit seul la plasmolyse. Il a décrit ce phénomène notamment dans l'épiderme du *Tradescantia discolor* et dans les poils staminaux du *T. virginica*. J'ai pu l'observer plusieurs fois en me servant du salpêtre additionné d'éosine, mais j'ai cru inutile de reprendre un sujet si complètement élucidé par l'éminent physiologiste d'Amsterdam : toutes les plasmolyses dont je me suis occupé dans ce travail étaient normales.

Les CELLULES STOMATIQUES possèdent une turgescence dont l'intensité est comparable à celle des cellules du parenchyme chlorophyllien. Elles constituent des appareils d'une extrême sensibilité et d'une très grande vitalité. Ces propriétés biologiques ont été mises en évidence dans des conditions expérimentales rendues bien plus variables que celles de la vie normale de

Digitized by Google

la plante. C'est ce qui a permis d'exagérer la turgescence des cellules stomatiques et leur fonctionnement au point de les déformer.

Dans le tableau suivant se trouvent consignées les principales particularités du fonctionnement des stomates du *T. virginica,* tant à l'état normal que dans les conditions expérimentales extrêmes (*).

	LARGEUR de la fente des stomates.	PLASMOLYSE des cellules épidermiques.	FERMETURE des stomates.	PLASMOLYSE des cellules stomatiques.
Feuille normale cueillie par un temps chaud et sec.	0mm,015	2 °/₀ de KNO^3.	2 °/₀ de KNO^3.	5 °/₀ de KNO^3.
Feuille normale cueillie par un temps chaud et humide.	0mm,02	2 à 3 °/₀ de KNO^3.	4 à 5 °/₀ de KNO^3.	7 °/₀ de KNO^3.
Feuille ayant séjourné dans l'eau à la lumière pendant 24 heures.	0mm,03	2 °/₀ de KNO^3.	8 à 10 °/₀ de KNO^3.	12 °/₀ de KNO^3.
Feuille ayant séjourné dans l'eau à la lumière pendant 4 jours.	0mm,03	2 °/₀ de KNO^3.	20 °/₀ de KNO^3.	22 °/₀ de KNO^3.
Feuille ayant séjourné dans l'eau à la lumière pendant 10 jours.	0mm,04	2 °/₀ de KNO^3.	35 °/₀ de KNO^3.	Solution saturée de KNO^3.
Feuille ayant séjourné dans la solution de KNO^3 à 3 °/₀ et à la lumière pendant 24 heures.	0mm,03 ou 0mm,04	Cellules mortes.	20 ou 25 °/₀ de KNO^3.	Solution saturée de KNO^3.
Feuille pourrissant dans une atmosphère humide, à la lumière, pendant 3 semaines.	0mm,04 et 0mm,05 fente déformée.	Cellules mortes.	Les stomates ne peuvent plus se fermer complètement.	La solution saturée de KNO^3 ne suffisant plus, il faut 35 °/₀ de NaCl.

Ce tableau montre d'une façon frappante que la turgescence des cellules épidermiques proprement dites ne varie guère à l'état adulte; que la turgescence des cellules stomatiques, au contraire, est susceptible de s'exagérer dans certaines conditions expérimentales. Cet accroissement de turgescence se manifeste par l'élargissement de la fente du stomate, par la difficulté à

(*) Ce tableau résume de nombreuses observations dans lesquelles les chiffres ont varié légèrement. On peut considérer les valeurs indiquées ici comme des moyennes.

Digitized by Google

fermer cette fente et par la résistance de plus en plus grande que le contenu des cellules stomatiques oppose à la plasmolyse.

La vitalité extraordinaire des cellules stomatiques se trouve également mise en évidence par le fait qu'elles continuent à vivre et à assimiler alors que toutes les autres cellules de la feuille sont mortes. D'autre part, leur sensibilité est telle qu'il suffit parfois de plonger dans l'eau un lambeau d'épiderme pour provoquer immédiatement soit l'ouverture, soit la fermeture des stomates. Dans ces cas, l'observation de l'épiderme dans l'huile est indispensable pour se rendre un compte exact de l'état des stomates à la surface de la feuille.

De toutes les expériences exécutées au moyen de l'épiderme du *T. virginica,* il faut conclure que la turgescence très variable des cellules stomatiques peut produire quatre états successifs : deux fermetures et deux ouvertures des stomates, savoir :

1° Turgescence faible. . . .	Fermeture par défaut ;
2° Turgescence normale . . .	Ouverture normale ;
3° Turgescence forte	Fermeture par excès ;
4° Turgescence exagérée. . .	Ouverture anormale allant jusqu'à la déformation.

Les trois premiers états, bien connus des physiologistes, passent fréquemment de l'un à l'autre selon les fluctuations de l'intensité lumineuse, de la température, de l'humidité, etc. Quant au quatrième état, il ne se présente probablement pas dans les conditions normales de la végétation. Néanmoins son étude est de nature à jeter plus de lumière sur le mécanisme des stomates et surtout sur le rôle des cellules annexes.

Développons ce dernier point. On sait qu'un accroissement de la turgescence des cellules stomatiques a pour effet d'augmenter la courbure de ces cellules, c'est-à-dire d'augmenter la concavité de leur bord interne (du côté de la fente) et en même temps la convexité de leur bord externe (contre les cellules annexes latérales). Or, dans le *Tradescantia,* il est manifeste que chaque fois que la courbure des cellules stomatiques augmente ou diminue, le diamètre *d* augmente ou diminue d'une façon très sensible; en même temps le diamètre D subit des variations de sens inverse et d'ampli-

Digitized by Google

tude beaucoup moindre dans les conditions normales (voyez fig. 273 et 274).

Les variations du diamètre *d* et du diamètre D sont limitées par les cellules annexes. Ces cellules, en effet, par leur position, leur forme, la direction de leurs cloisons, et surtout par leur turgescence toujours un peu supérieure à celle des cellules épidermiques proprement dites, forment un cadre qui restreint l'amplitude des mouvements exécutés par les cellules stomatiques. Que la rigidité de ce cadre s'amoindrisse par suite d'une turgescence plus faible des cellules annexes, la courbure des cellules stomatiques va s'exagérer et, par suite, l'ouverture du stomate. Que toute résistance du cadre disparaisse par le fait de la mort ou même de la destruction des cellules annexes, le diamètre *d* atteindra sa valeur maxima, le diamètre D sera réduit à zéro et le stomate prendra l'aspect représenté par la figure 279. Ces effets sont d'autant plus grands, dans nos expériences, que la diminution de résistance des cellules annexes coïncide avec une augmentation de la turgescence des cellules stomatiques. Il n'est pas impossible que ces dernières aient bénéficié des substances solubles contenues dans les premières.

On admet que, d'une façon générale, l'ouverture d'un stomate résulte de deux causes principales : tendance des cellules stomatiques, par suite d'une augmentation de turgescence, 1° à arrondir leur section transversale, 2° à augmenter leur courbure comme il vient d'être dit. La première cause domine sans doute dans le cas des cellules stomatiques à section aplatie; mais c'est la seconde qui semble surtout efficace dans les Commélinées dont les cellules stomatiques ont une section plus arrondie que d'ordinaire (fig. 222 et 230[a]).

Les variations de l'imbibition des portions collenchymateuses de la paroi des cellules stomatiques semblent agir dans le même sens que les variations de la turgescence. L'hydratation de ces parois tend certainement à diminuer la capacité cellulaire et par suite à augmenter encore la tension du contenu.

Ce qui a été dit des variations du diamètre transversal *d* et du diamètre longitudinal D démontre que le fonctionnement d'un stomate ne dépend pas seulement des cellules stomatiques, mais encore, dans une certaine mesure, des cellules qui entourent les stomatiques. Dans l'hypothèse d'un épiderme aquifère dépourvu de cellules annexes, le volume et la rigidité des cellules

Digitized by Google

épidermiques diminuant aux heures de transpiration active, il se produirait un relâchement de l'épiderme qui aurait pour effet de faciliter l'ouverture des stomates! C'est, je crois, pour remédier à ce défaut, dont les conséquences pourraient être désastreuses, que les cellules stomatiques sont entourées d'un cadre de cellules annexes. Celles-ci possèdent toujours (comme les expériences de plasmolyse le démontrent) une turgescence supérieure à celle des cellules épidermiques proprement dites; elles contiennent peu de suc cellulaire et *ne sont pas aquifères.* Leur fonction est donc de former autour de l'appareil stomatique un cadre de résistance constante au sein d'un épiderme dont la rigidité est très variable. A ce point de vue, les cellules annexes latérales sont évidemment bien plus efficaces que les deux autres; aussi existent-elles souvent seules (*Claytonia perfoliata,* **176**, fig. **118**); parfois même il y a deux cellules annexes de chaque côté (*Commelina communis,* **176**, fig. **154**; *C. cœlestis,* **154**, fig. **69**).

Mohl et **Leitgeb** ont déjà fait intervenir la turgescence des cellules épidermiques pour expliquer certaines particularités du fonctionnement des stomates. On admettra donc sans peine que l'appareil stomatique formé par les deux cellules réniformes ne doit pas être considéré comme isolé : dans le cas plus spécial d'un épiderme aquifère comme celui des Commélinées, le rôle des cellules annexes est certainement important.

Digitized by Google

CHAPITRE V.

ORGANOTAXIE.

Sous ce titre, je me propose d'examiner plusieurs questions relatives à la position respective des membres et à leur symétrie.

§ 1. — Phyllotaxie anatomique.

Certaines particularités anatomiques de la tige dépendent de la disposition des feuilles à sa surface. Il convient donc de rechercher d'abord cette disposition.

I. — *Phyllotaxie.*

Les feuilles du *T. virginica* peuvent être considérées comme distiques, bien qu'elles ne soient pas régulièrement disposées suivant deux lignes orthostiques opposées l'une à l'autre. Pour préciser leur arrangement, appelons *plan médian d'une feuille* le plan qui passe par l'axe de la tige et par le faisceau médian de cette feuille. La trace de ce plan sur une coupe transversale d'entrenœud de la tige est la droite CM^n (fig. 283).

Deux plans médians successifs font entre eux un angle qui est *l'angle de divergence foliaire* M^nCM^{n+1} dans la figure 283. Si l'on considère une tige quelconque dans son ensemble, on constate que tous les angles moindres que 180° sont superposés, en d'autres termes que toutes les feuilles sont rejetées d'un même côté. Cette disposition des feuilles date du moment de leur apparition au sommet végétatif. Elle se retrouve d'ordinaire très nettement marquée à l'état adulte. Quelquefois, cependant, elle est masquée par des torsions plus ou moins prononcées des entrenœuds qui amènent les feuilles dans des positions quelconques. Pour l'étude de la phyllotaxie, il est nécessaire de délaisser complètement les tiges tordues, afin de ne considérer que le fait primitif.

Digitized by Google

Dans les tiges d'origine axillaire (tiges primaires et tiges secondaires), les feuilles sont rejetées du côté opposé à la tige mère, comme il est aisé de le constater sur la section transversale des gros bourgeons insérés sur le rhizome après inclusion convenable (voyez fig. 284, dans laquelle la tige mère est indiquée à droite du dessin). Dans les tiges principales, les premières feuilles sont rejetées du côté opposé au pétiole cotylédonaire, c'est-à-dire du côté opposé à la courbure du cotylédon (fig. 285).

Pour mesurer les angles de divergence foliaire, on peut considérer une coupe transversale pratiquée dans un bourgeon, comme celle reproduite par la figure 284. On peut aussi recourir à une méthode plus longue, mais qui donne des indications plus complètes : elle consiste à pratiquer des coupes transversales dans tous les nœuds d'une tige adulte marquée d'un trait de repère longitudinal bien droit; la trace des plans médians foliaires de tous les segments est alors relevée à la chambre claire (sur un plan convenablement incliné pour éviter les déformations). C'est ainsi qu'a été obtenu le tracé de la figure 286, dans lequel il est facile de mesurer la valeur des angles successifs.

Il a été constaté que les feuilles des tiges primaires sont plus fortement déviées que celles des autres tiges et que la déviation est plus grande dans les premiers segments que dans les suivants. On peut admettre, pour la région inférieure des tiges primaires, que la valeur moyenne de l'angle de divergence M^nCM^{n+1} est comprise entre 160 et 165°.

II. — *Conséquences anatomiques.*

De ce que les feuilles sont toutes rejetées d'un même côté, il résulte qu'il y a, dans toute la longueur des tiges, deux moitiés inégales. Cette inégalité se manifeste dans un segment quelconque et se reconnaît même à l'inspection d'une coupe isolée. Dans la moitié la plus large d'un segment, les faisceaux sont plus nombreux et la trace foliaire y est souvent plus complète. Le segment ^{5} d'une tige primaire représenté par les figures 131 et 132 fournit un bon exemple de cette asymétrie de la trace foliaire.

Dans la portion souterraine des tiges primaires du *T. virginica* (portion

Digitized by Google

qui se dirige souvent un peu obliquement dans le sol), la petite moitié des segments correspondant à l'angle de divergence $M''CM''^{+1}$ est tournée vers le bas.

Dans les *Tradescantia* rampants, c'est également la petite moitié de la tige qui est appliquée contre le sol. Le long des tiges rampantes du *T. fluminensis*, les feuilles sont déviées, non pas vers le haut, comme on pourrait s'y attendre, mais vers le bas. Dans cette espèce, l'angle de divergence $M''CM''^{+1}$ est plus petit que dans le *T. virginica* : j'ai fréquemment mesuré des angles compris entre 145 et 150°. Il ne peut être question ici d'un exposé complet de l'organisation des *Tradescantia* rampants; cet exposé sera fait dans un travail ultérieur. Je tiens seulement à faire remarquer combien la déviation des feuilles et les particularités anatomiques qui en résultent, sont des faits constants dans le genre *Tradescantia*.

Les faits de cet ordre appartiennent à la catégorie de ceux qui sont généralement désignés par l'expression « structure dorsiventrale ». Il est intéressant de les constater dans une espèce à tiges dressées, comme le *T. virginica*. Toutes les observations qui ont été faites dans cette plante prouvent que la dorsiventralité des tiges primaires est plus marquée que celle des autres tiges, et en outre que la région inférieure d'une tige quelconque possède une organisation plus nettement dorsiventrale que la région supérieure, où ce caractère tend à s'effacer. Ces deux résultats concordent exactement avec ceux fournis par l'étude de la phyllotaxie.

III. — *Causes mécaniques.*

Dans le *T. virginica*, la dorsiventralité semble résulter uniquement du fait que les feuilles sont toutes déviées d'un même côté. Pour trouver l'origine de cette dorsiventralité, il suffit donc de rechercher les causes qui ont amené la déviation des appendices.

Les tiges axillaires (primaires et secondaires) proviennent d'un bourgeon appliqué contre une tige mère. La pression exercée par celle-ci repousse du côté opposé les nombreuses feuilles qui existent déjà dans le bourgeon (fig. 284). Cette influence perturbatrice se faisant moins sentir sur les feuilles

Digitized by Google

qui se développent ultérieurement, ces dernières tendent de plus en plus à devenir distiques.

Les feuilles déterminant la position des faisceaux dans la tige, celle-ci présentera dans toute sa longueur deux moitiés inégales : la moitié tournée vers la tige mère sera la plus large et, par suite, les faisceaux y seront plus nombreux. La structure sera ainsi nettement dorsiventrale à la base, mais ce caractère s'effacera graduellement vers le haut de la tige. Pour la même raison, les tiges primaires accusent une dorsiventralité plus grande que les tiges secondaires, parce qu'elles proviennent de bourgeons qui ont été très serrés contre le rhizome et qui ont pris, dans cette situation, un grand développement pendant la première saison.

En ce qui concerne la tige principale, il suffit de rappeler que le cotylédon des plantules est toujours courbé, soit vers la droite, soit vers la gauche, et que les premières feuilles sont rejetées du côté opposé (fig. 285), comme si leur développement se faisait plus facilement du côté où le cotylédon s'est hypertrophié en se courbant.

Digitized by Google

§ 2. — Bourgeons axillaires.

1. — *Caractères extérieurs.*

La tige principale ne porte pas de bourgeon dans l'aisselle du cotylédon, mais elle en produit un dans l'aisselle de chacune des feuilles. Tous ces bourgeons s'atrophient généralement, sauf celui de la feuille [1] qui se développe, la seconde année, en une tige de remplacement.

Les tiges primaires produisent un bourgeon axillaire à chaque nœud, excepté dans l'aisselle de leur préfeuille. Les bourgeons des tiges primaires se comportent de trois manières :

1° Ceux qui sont insérés sur la portion souterraine restent latents pendant la première année et se développent durant la seconde en produisant de nouvelles tiges primaires;

2° Ceux qui sont insérés sur les premiers nœuds de la portion aérienne se dessèchent ordinairement peu de temps après leur formation;

3° Ceux qui sont insérés sur les autres nœuds de la portion aérienne se développent immédiatement en tiges secondaires ou rameaux.

Les tiges secondaires, à leur tour, portent des bourgeons axillaires qui restent ordinairement latents et ne prennent aucun développement ultérieur. Parfois cependant ils entrent en végétation vers la fin de l'été, notamment ceux qui sont à l'aisselle des larges préfeuilles. A l'approche de l'hiver, alors que toutes les parties aériennes commencent à se flétrir, ils montrent trois ou quatre petites feuilles bien vertes. Au moyen de coupes, on y reconnaît huit ou neuf feuilles (y compris leur préfeuille bicarénée), mais pas d'inflorescence.

Ces bourgeons tertiaires sont doués d'une grande vitalité. En hiver, on les retrouve parfois persistants au milieu des débris de la plante qui les a produits. Dans notre pays, ils ne semblent pourtant pas pouvoir hiverner. Un certain nombre de ces bourgeons ont été plantés en serre froide en octobre 1893. Ils ont pris racine et se sont développés au printemps suivant en tiges semblables à des tiges primaires. Sur seize de ces plantes, trois ont donné une inflorescence normale; neuf n'ont pas fleuri, leur inflorescence étant rudimentaire et desséchée entre les deux bractées foliiformes; les

Digitized by Google

quatre autres n'ont produit que des feuilles sans bractées ni inflorescences. En octobre 1894, toutes ces plantes étaient parfaitement enracinées et possédaient, sur leur rhizome, des bourgeons de remplacement bien constitués. Il semble donc que les bourgeons tertiaires du *T. virginica* puissent constituer des organes de propagation dans des pays moins froids que le nôtre.

Les bourgeons tardivement développés sur les tiges primaires et ceux qui apparaissent parfois dans les inflorescences semblent posséder la même faculté d'hivernation. On sait d'ailleurs que certains végétaux, comme le *Cordyline vivipara* et le *Nasturtium amphibium,* développent, après leur floraison et sur les rameaux de leur inflorescence, des bourgeons feuillés qui forment boutures naturellement. D'autres, comme les *Foucroya,* produisent des bulbilles dans les mêmes conditions.

II. — *Disposition des bourgeons.*

Quel que soit le lieu d'insertion d'un bourgeon, sa préfeuille est orientée de telle sorte que son faisceau M est situé tantôt à droite, tantôt à gauche du plan médian de la feuille aissellière (*). Dans le premier cas, la préfeuille peut être qualifiée de *dextre;* dans le second cas, de *senestre* (comme dans la fig. 287). Sur cent quatre-vingt-deux bourgeons examinés, quatre-vingt-neuf appartenaient à la première catégorie, quatre-vingt-treize à la seconde, comme on le constatera dans le tableau suivant (**) :

Lieu d'insertion des bourgeons.	BOURGEONS à préfeuille dextre.	BOURGEONS à préfeuille senestre.
Sur des tiges principales	17	18
Sur la portion souterraine des tiges primaires	14	21
Sur la portion aérienne des tiges primaires	51	42
Sur des tiges secondaires	7	12
TOTAUX.	89	93

(*) L'observateur, ici comme dans toute autre circonstance, doit être supposé au centre de la tige dont la feuille et le bourgeon dépendent, soit en C de la figure 287.

(**) Toutes les précautions ont été prises pour éviter les erreurs : les bourgeons, encore adhérents à une portion de la tige mère et inclus à la celloïdine, ont toujours été orientés, coupés et dessinés de la même manière.

Digitized by Google

On peut se demander si la répartition des deux catégories de bourgeons est soumise à une règle générale. Nous comparerons entre eux des bourgeons de même génération, puis des bourgeons de générations différentes.

Les bourgeons de même génération sont disposés le long d'une même tige. Le tableau suivant résume l'étude qui a été faite de douze tiges spécialement examinées à ce point de vue :

NUMÉROS des segments.	QUATRE TIGES PRINCIPALES.				QUATRE TIGES PRIMAIRES.				QUATRE TIGES SECONDAIRES.			
12								S*				
11							D*	S				
10						S	D	D				
9					D*	D*	S	S				
8					D	D	D	D				
7					S	D*	D*	S				
6					D	S*	D	D				D
5			D	D	S	S	S	D*				D*
4	S*	D	D*	D*	D	D	D	D				S*
3	S	S	S*	D	S	D*	S	D*	D	D	S	S
2	S*	D	S	S	D	D	D	S*	S	S	D	D
1	S	S	D	S*	—	—	—	—	—	D	S	—

La comparaison des bourgeons insérés sur une même tige mère n'indique pas, à première vue, qu'une loi simple régit la répartition des bourgeons à préfeuille dextre (marqués D dans le tableau précédent) et des bourgeons à préfeuille senestre (marqués S). Cependant, on remarquera que fréquemment les dextres et les senestres se suivent alternativement. Les bourgeons marqués * dans le tableau font exception à cette règle : ils sont au nombre de 19 sur 69, soit environ 27 %.

Les bourgeons de générations différentes sont insérés les uns sur les autres. Certaines coupes transversales peuvent rencontrer trois tiges d'ordre

Digitized by Google

différent : la tige primaire, la tige secondaire et le bourgeon tertiaire. Dans ce cas, les relations sont manifestes, comme dans la figure 288, dans laquelle la tige secondaire possède une préfeuille dextre, tandis que le bourgeon tertiaire a une préfeuille senestre. Il y a alternance.

D'autres fois, la préfeuille de la tige secondaire est senestre, celle du bourgeon tertiaire est dextre. Dans tous les cas observés, cette loi d'alternance s'est vérifiée.

D'une façon générale, la position respective des axes de divers ordres peut s'indiquer par le schéma de la figure 289, qui renseigne l'état des choses pendant l'été 1893. On voit au milieu de ce dessin les portions souterraines persistantes des tiges primaires de 1890, de 1891 et de 1892; à droite et à gauche, les tiges primaires A et B de 1893. De la tige primaire A, on a représenté les nœuds souterrains 1, 2, 3 et 4 : la préfeuille de A ne couvre pas de bourgeon, les autres feuilles de A emprisonnent des bourgeons latents en 1893, qui se développeront en 1894. De la tige primaire B, au contraire, on a représenté les nœuds aériens 5, 6, 7 et 8 : on y remarque les quatre tiges secondaires florifères en 1893, portant des bourgeons tertiaires à l'aisselle de leur préfeuille.

Dans cette figure, si l'on compare les bourgeons de même génération, on voit que ceux à préfeuille dextre et ceux à préfeuille senestre se suivent alternativement le long de la tige mère. Il n'y a d'exception que pour le bourgeon [7] de la tige B dont la préfeuille est senestre au lieu d'être dextre (*).

Si l'on compare, dans cette même figure, les bourgeons de générations différentes, on les trouve toujours soumis à la loi d'alternance. Dans le *T. virginica,* l'insertion des axes de générations successives est sensiblement rectangulaire et cette disposition a pour effet de permettre à plusieurs tiges primaires de se développer simultanément en formant touffe au sortir du sol. La figure 289 représente en somme une petite partie d'une touffe semblable à celles qu'on peut voir dans les jardins.

(*) Pour juger si une préfeuille est dextre ou senestre, l'observateur doit, comme il a été dit plus haut, se supposer dans la tige et dans le plan médian de la feuille aisselière, la face tournée vers celle-ci. Il doit donc changer de position à chaque nœud qu'il considère successivement.

Digitized by Google

HISTORIQUE.

Les questions traitées dans ce chapitre se rattachent à des sujets variés qu'il conviendrait d'examiner isolément. Elles sont étroitement liées à la phyllotaxie, qui a fait l'objet d'un si grand nombre de travaux de la part de **C.-F. Schimper** et **A. Braun** (8), des frères **Bravais** (10), de **Th. Lestiboudois** (101), de **S. Schwendener** (167), de **W. Hofmeister** (82), de **C. de Candolle** (12, 14 et 15), de **Delpino** (28), de **Vesque** (199) et de bien d'autres auteurs. Elles ont été étudiées par **W. Hofmeister** au point de vue de la morphologie générale (81), par **J. Sachs** au point de vue de la physiologie (152 et 154), par **K. Gœbel** dans son travail sur la ramification des tiges dorsiventrales (61), par **L. Kolderup Rosenvinge**, qui a recherché l'influence des agents extérieurs sur l'organisation polaire et dorsiventrale (93), etc. Partout, dans ces questions, les notions de symétrie et d'hérédité se mêlent aux idées d'adaptation, de plagiotropie, de latéralité et d'anisotropie.

D'autre part, les espèces à tiges rampantes, telles que *Tradescantia fluminensis, Zebrina pendula,* offrent une structure dorsiventrale du même ordre que celle du *T. virginica,* mais beaucoup plus marquée. Je crois donc qu'il est préférable de remettre l'exposé historique et la discussion des faits observés au travail dans lequel j'espère pouvoir bientôt m'occuper de l'anatomie comparée de la famille des Commélinées.

Digitized by Google

CHAPITRE VI.

LES INFLORESCENCES.

A moins d'avoir été retardées dans leur développement par les intempéries, toutes les tiges du *T. virginica* (principale, primaires et secondaires) se terminent par une inflorescence. Celle-ci comprend : une hampe, deux bractées foliiformes et deux cymes unipares scorpioïdes avec bractéoles.

I. — *La hampe.*

La hampe est un entrenœud toujours plus mince et assez souvent plus long que ceux qui précèdent; sa structure diffère peu de celle d'un entrenœud aérien quelconque. On y trouve la trace foliaire complète de la première bractée et la trace foliaire généralement presque complète de la seconde. Ordinairement les faisceaux de ces deux traces foliaires présentent seuls une lacune ligneuse; encore est-elle assez étroite, les premières trachées étant seules détruites ou dissociées.

Premier exemple : La figure 290 représente la section d'une hampe choisie parmi les plus fortes. On y voit soixante-trois faisceaux dont seize constituant la trace foliaire complète de la première bractée

(*m''* *m'* *m''* *m* *m'* L *i* M *i* *i'* L *m'* *m* *m''* *m'* *m''*)

et treize autres constituant la trace foliaire presque complète de la seconde bractée

(*m'* *m''* *m* *m'* L *i* M *i* L *m'* *m* *m''* *m'*).

On remarquera que du côté droit, le faisceau *m* de la première trace foliaire est fusionné au faisceau L de la seconde trace foliaire. C'est un fait accidentel.

Digitized by Google

Deuxième exemple : Lorsque la hampe est plus grêle, le nombre des faisceaux peut se réduire à vingt-neuf (fig. 291), dont onze faisceaux pour la première trace foliaire complète

($m'\,m\,m'$ L i M i L $m'\,m\,m'$)

et neuf autres pour la seconde trace foliaire presque complète

($m'\,m$ L i M i L $m\,m'$).

Ici encore une fusion accidentelle s'est produite, du côté droit, entre le faisceau m' de la première trace et le faisceau i de la seconde.

Troisième exemple : La hampe qui termine la tige principale est plus grêle encore : elle ne contient souvent que dix-huit faisceaux (fig. 292) dont une trace foliaire complète comprenant sept faisceaux

(m L i M i L m)

La seconde trace foliaire, très incomplète, est réduite au faisceau M.

Au point de vue histologique, il est à noter que seules les hampes vigoureuses possèdent une gaine de sclérenchyme comme les autres entrenœuds aériens.

II. — *Les bractées.*

Les deux bractées sont foliiformes : elles ne diffèrent guère des feuilles aériennes que par leur situation et l'absence complète de gaine. Elles sont insérées l'une en face de l'autre, sans entrenœud séparatif (fig. 128, pl. VIII) (*).

(*) On pourrait critiquer l'application du terme bractée à des appendices qui diffèrent si peu des feuilles végétatives ordinaires. C'est sans doute en raison de la proximité de l'inflorescence que M. C.-B. Clarke, dans sa monographie (**21**, p. 288), a désigné ces organes par l'expression « bracteis foliaeformibus » que j'ai adoptée ici. D'après A.-P. de Candolle, « les bractées, en général, sont les feuilles à l'aisselle desquelles naissent les branches florales ou leurs ramifications » (**11**, vol. I, p. 438). Cette définition s'applique parfaitement aux deux appendices qui précèdent l'inflorescence du *T. virginica*.

Digitized by Google

III. — *Les cymes.*

La hampe ne porte pas de fleur terminale (*), mais deux cymes unipares opposées l'une à l'autre. Les deux cymes étant semblables, il suffira de décrire celle qui correspond à la première bractée.

Dans l'aisselle de cette bractée, un bourgeon (n° I^1) s'est développé en un pédoncule portant une bractéole et une fleur. La bractéole représente la préfeuille du pédoncule. Dans son aisselle, un nouveau bourgeon (n° II^1) s'est formé, portant, lui aussi, une bractéole et une fleur. Un grand nombre de bourgeons d'ordre différent (n^{os} III^1, IV^1, V^1, etc.) se succèdent ainsi en se rapprochant de la bractée foliiforme qui enveloppe le tout.

La figure 293 reproduit exactement l'aspect d'une section transversale pratiquée au milieu d'une inflorescence après inclusion dans la celloïdine. Toutes les parties ont conservé leur position respective : en haut, la première bractée foliiforme (*Brc.* ^{1}); en bas, la seconde (*Brc.* ^{2}); au milieu, les pédoncules n^{os} I^1 et I^2 qui ont produit les bractéoles 1^1 et 1^2; dans l'aisselle de celles-ci, les pédoncules n^{os} II^1 et II^2 avec leurs bractéoles 2^1 et 2^2; puis, en s'écartant de plus en plus du centre, les pédoncules n^{os} III^1 et III^2, IV^1 et IV^2, V^1 et V^2, etc., avec les bractéoles correspondantes 3^1 et 3^2, 4^1 et 4^2, 5^1 et 5^2, etc. (**).

Par l'examen d'une série de coupes transversales successives, on peut se rendre compte que le mode d'insertion des pédoncules et des bractéoles est réellement celui qui est indiqué ici. On conçoit qu'une seule coupe, comme celle de la figure 293, ne peut suffire à cause de la direction oblique des bractéoles et des jeunes pédoncules.

(*) Il n'y a donc pas de « prime-fleur », selon l'heureuse expression de M. F. Hy (**85**, p. 387).

(**) Dans toutes les figures relatives aux inflorescences, les pédoncules sont désignés par des chiffres romains, les bractéoles par des chiffres arabes; l'exposant 1 et 2 désignent les deux cymes. Ainsi le pédoncule I^1 porte une bractéole 1^1 dans l'aisselle de laquelle s'est développé le pédoncule II^1, lequel porte une bractéole 2^1; dans l'aisselle de celle-ci se trouve le pédoncule III^1 et ainsi de suite.

Digitized by Google

Dans chaque cyme, les fleurs s'épanouissent successivement dans l'ordre que leur assigne leur rang morphologique : I, II, III, IV, V, etc. Mais si on considère l'ensemble des deux cymes, on constate que l'ordre de floraison est le suivant :

$$I^1, I^2, II^1, II^2, III^1, III^2, IV^1, IV^2, V^1, V^2, \text{etc.},$$

ce qui se comprend puisque la cyme située dans l'aisselle de la première bractée est un peu plus âgée que la cyme située dans l'aisselle de la seconde bractée. Ordinairement la fleur n° I^1 est seule épanouie durant la première journée; le lendemain, les fleurs n^{os} I^2 et II^1 s'ouvrent souvent presque simultanément; le troisième jour, c'est le tour des fleurs II^2 et III^1, et ainsi de suite. On pourrait donc croire à tort qu'il existe une fleur terminale au centre de l'inflorescence (fig. 294, représentant une inflorescence au premier jour de la floraison).

Les deux sympodes correspondant aux deux cymes sont extrêmement courts et dirigés obliquement de haut en bas en même temps que de dedans en dehors, comme on le voit sur les coupes longitudinales médianes (fig. 295). Dans le *Tinantia fugax,* au contraire, les deux sympodes se relèvent et s'allongent beaucoup pendant la floraison.

Une coupe longitudinale, en avant du plan médian de l'inflorescence du *Tradescantia virginica,* est reproduite par la figure 296 : elle montre distinctement les pédoncules insérés à l'aisselle des bractéoles (*).

Toutes les inflorescences ne sont pas identiques au point de vue de la disposition respective des premiers pédoncules et des premières bractéoles. Quatre cas peuvent se présenter.

Dans le premier cas, les fleurs I^1 et I^2 représentent des bourgeons à préfeuille dextre (**) (fig. 297); dans le deuxième cas, elles représentent des

(*) Les figures 294, 295 et 296 ont été choisies de façon à correspondre à la moitié droite de la figure 293 : les comparaisons sont ainsi rendues plus aisées.

(**) Au chapitre précédent, nous avons nommé préfeuille dextre celle qui est insérée à droite du plan médian de la feuille aisselliére, et préfeuille senestre celle qui se trouve à gauche du même plan. Ici, dans un bourgeon floral, la bractéole représentant la préfeuille, il n'est pas surprenant de la voir tantôt dextre, tantôt senestre.

Digitized by Google

bourgeons à préfeuille senestre (fig. 298); dans le troisième cas, la fleur I^1 est un bourgeon à préfeuille dextre et la fleur I^2 un bourgeon à préfeuille senestre (fig. 299); dans le quatrième cas enfin, c'est l'inverse (fig. 300). Sur quinze inflorescences, il a été observé deux inflorescences de la première catégorie, six de la deuxième, quatre de la troisième et trois de la quatrième.

Quant aux fleurs suivantes (nos II, III, IV, V, etc.), elles forment, dans chaque cyme, des séries toujours régulièrement alternantes, telles que D, S, D, S, D, S, ... ou S, D, S, D, S, D, ... (*). Il y a donc, dans chaque cyme, *hétérodromie* comme disent les auteurs, et les cymes sont bien *scorpioïdes*. Toutes les fleurs sont, par suite, disposées en deux rangées; toutes les bractéoles forment deux autres rangées (fig. 293).

IV. — *Les bractéoles.*

Les bractéoles sont disposées suivant deux rangées dans chaque cyme (fig. 293); elles sont incolores et molles; leur forme est assez irrégulière (fig. 301); leur longueur est comprise entre $3^{mm},5$ et 5 millimètres. Les bractéoles sont plus ou moins inéquilatères et vaguement bicarénées à leur base. Elles sont toujours comprises entre l'axe mère et l'axe nouveau. Ces caractères, notamment le dernier, assignent à chaque bractéole la valeur d'une préfeuille.

Celles qui sont exceptionnellement développées renferment quatre faisceaux (L M L *m*) rudimentaires, un mésophylle formé de quatre ou cinq assises, un épiderme externe et un épiderme interne dépourvus de stomates. Plus ordinairement, la structure est moins complète : il n'y a que trois faisceaux (L M L), ou deux (M L), ou un seul (M), souvent même il n'y a pas de faisceau. Les cellules du mésophylle sont alors moins nombreuses et celles situées contre l'épiderme interne sont généralement mortes et chiffonnées (fig. 302).

(*) Une comparaison familière fera mieux saisir les quatre manières d'être de l'inflorescence : Deux hommes, étant placés dos à dos, peuvent se mettre en marche en partant tous les deux du pied droit, ou bien tous les deux du pied gauche, ou encore l'un du pied droit, l'autre du pied gauche, ou enfin l'un du pied gauche, l'autre du pied droit. Mais une fois en marche, ils continueront à avancer en projetant alternativement les deux pieds.

Digitized by Google

V. — *Anomalies.*

Les inflorescences du *T. virginica* présentent assez fréquemment des anomalies qu'il convient de signaler brièvement, parce que, rencontrées au début des recherches, elles déroutent complètement l'observateur.

1. La première bractée foliiforme est seule normalement développée; l'autre est réduite à l'état d'écaille molle, très large et très courte qui n'est reconnaissable que par la dissection.

2. Trois bractées foliiformes sont normalement développées. La première porte dans son aisselle un bourgeon végétatif dont les feuilles se développent plus ou moins. Quelquefois ce bourgeon contient quelques boutons floraux. L'inflorescence consiste en deux cymes placées respectivement dans l'aisselle de la deuxième et dans l'aisselle de la troisième bractée foliiforme.

3. Trois bractées, comme au cas précédent, avec un bourgeon végétatif et deux cymes, mais la deuxième bractée, très rudimentaire, n'est visible qu'après dissection. Certaines coupes transversales pratiquées dans ces sortes d'inflorescences sont particulièrement embarrassantes, parce que la deuxième bractée ne se montrant pas à tous les niveaux, un bourgeon végétatif et une cyme semblent exister dans l'aisselle de la première bractée.

4. Trois bractées foliiformes sont normalement développées et chacune d'elles contient dans son aisselle une cyme unipare. La troisième bractée est déplacée de façon à ne pas se trouver au-dessus de la première.

5. Trois bractées et trois cymes comme ci-dessus, mais la troisième bractée étant rudimentaire, la première semble couvrir deux cymes.

C'est dans des cas d'anomalies semblables à celles signalées sous les nos 2 et 3 qu'on peut observer, notamment à l'arrière-saison, des pousses végétatives très développées à l'intérieur des bractées foliiformes.

Digitized by Google

HISTORIQUE.

L. et **A. Bravais** (9, pp. 199 et 206), auxquels on doit la distinction des cymes unipares et des cymes bipares, furent les premiers à reconnaître dans les Commélinées l'existence de « cimes uninodales scorpioïdes ». **H. Baillon** (2, p. 202) a admis également, dans cette famille, « des cymes unipares scorpioïdes, de configuration variable, souvent réduites à quelques fleurs ». M. **Van Tieghem** (194, p. 347) a cité le genre *Tradescantia* parmi les exemples d'inflorescences en cyme unipare scorpioïde. M. **Schönland** (165, p. 60) attribue aux Commélinées des inflorescences « meist Wickel oder Doppelwickel in den Achseln von Laubblatt ».

Au contraire, **M. Seubert,** dans le *Flora brasiliensis,* a écrit dans la diagnose du genre *Tradescantia :* « inflorescentia umbellata rarius paniculata terminata »; il a ajouté : « nuda vel bracteis spathaceis bracteolisque squamaeformibus stipata » (172, p. 247). M. **C.-B. Clarke** (21, p. 288) a dit aussi à propos des *Tradescantia :* « Flores umbellati... umbellae sessiles ». Ce botaniste n'a pas fait mention des bractéoles chez le *T. virginica,* mais il les signale dans le *T. fluminensis.*

A.-P. de Candolle a expliqué l'origine de la « cime scorpioïde » des Boraginées en partant de la « cime dichotome » (= cyme bipare) des Caryophyllées : il a supposé l'avortement de « l'un des deux rameaux qui doivent se développer dans l'aisselle des deux bractées » (11, p. 414). Ce mode de dérivation est peut-être vrai pour les Silénés à fleurs dites en épis, par opposition aux Silénés à inflorescence dichotome; mais il ne l'est pas pour les Boraginées ni pour les Commélinées. En effet, si l'explication de A.-P. de Candolle était exacte pour ces deux familles, on trouverait des bractéoles en nombre double des pédoncules, tandis que les deux nombres sont égaux.

En réalité, il ne faut pas chercher à faire dériver l'une de ces cymes de l'autre : la cyme unipare provient de tiges à feuilles alternes, comme la cyme bipare provient de tiges à feuilles opposées.

M. **Gœbel** (61), dans ses recherches sur l'organogénie des cymes des Boraginées, a soutenu que la théorie de la disposition spiralée des feuilles se

Digitized by Google

trouve en défaut parce que, dans ces inflorescences, les appendices naissent d'un seul côté de l'axe mère dorsiventral et qu'ils forment une, deux ou plusieurs rangées. Se fondant sur ces remarques, **J. Sachs** (**154**, pp. 497 et suiv.) a critiqué non seulement la théorie de la spirale génératrice de Schimper et Braun, mais encore celle de l'axillarité des bourgeons, théories qui seraient contredites par les axes dorsiventraux (tiges rampantes et certaines inflorescences).

Selon moi, l'inflorescence du *T. virginica* se compose de deux, quelquefois de trois cymes unipares scorpioïdes. Chacune de ces cymes résulte d'une superposition de bourgeons floraux, tous de générations différentes, insérés les uns sur les autres suivant la règle ordinaire d'alternance exposée au chapitre précédent pour les bourgeons végétatifs (*). Chaque bourgeon floral est réduit à un pédoncule produisant une préfeuille (= bractéole) et se terminant par une fleur. Dans cette manière de voir, les bractéoles n'étant pas de même génération ne sont pas régies par les lois de la spirale phyllotaxique (**). Ce qui paraît être l'axe de la cyme est un sympode et non un axe monopodique dorsiventral. Là est, me semble-t-il, le nœud du litige soulevé par Gœbel. Comme argument en faveur de l'opinion que je défends, je puis faire valoir, outre l'organisation anatomique des axes florifères, l'existence de quatre catégories d'inflorescences : ces catégories résultent de l'agencement variable des deux premiers bourgeons floraux dont la préfeuille peut être dextre ou senestre (fig. 297 à 300).

Quant aux critiques de J. Sachs, elles ne paraissent nullement confirmées par l'étude attentive de l'inflorescence du *T. virginica*. Au contraire, cette inflorescence s'explique très simplement et très naturellement par l'idée qu'elle provient d'une métamorphose des axes et des appendices végétatifs,

(*) Au contraire, dans les « cymes unipares hélicoïdes », comme celles des *Alstrœmeria*, il n'y a pas d'alternance : tous les bourgeons de générations successives superposés ont tous une préfeuille dextre ou bien tous une préfeuille senestre. Dès lors les pédoncules et les bractéoles semblent disposés en hélice autour du sympode.

(**) L'expression « spirale phyllotaxique » semble préférable à celle de « spirale génératrice ». La spirale n'a rien de générateur; c'est une conception idéale qui sert simplement à préciser l'arrangement des appendices le long des *axes monopodiques*.

Digitized by Google

les règles organotaxiques restant les mêmes. Une cyme unipare étant une réunion sympodique de bourgeons, tous de générations différentes, chaque bractéole doit représenter une préfeuille, et l'alternance, reconnue pour les bourgeons végétatifs, suffit pour rendre compte de la position respective des bractéoles et des pédoncules sur le sympode.

L'étude des anomalies que nous avons constatées dans certaines inflorescences est aussi éminemment propre à confirmer la théorie de l'axillarité des bourgeons chez toutes les plantes angiospermes. Malgré leur diversité, ces anomalies se réduisent à l'existence de trois bractées et de trois cymes au lieu de deux, à l'atrophie plus ou moins marquée de l'une des bractées et au remplacement d'une cyme par une pousse feuillée. Dans tous ces cas, les bourgeons, tant floraux que végétatifs, ont été trouvés dans l'aisselle d'organes appendiculaires.

La nomenclature des inflorescences a fourni à **M. F. Hy** l'occasion de réflexions judicieuses (85, p. 385). « Les nombreux et savants mémoires qui ont traité des inflorescences, dit-il, n'ont eu presque aucune influence jusqu'ici sur la langue couramment usitée en botanique descriptive. Il suffit, pour s'en convaincre, d'ouvrir une de nos Flores, même parmi les plus soignées; non seulement les incorrections y fourmillent, mais, ce qui est plus grave peut-être, on y constate l'omission d'une foule de caractères tirés de l'inflorescence qui pourraient avantageusement préciser les descriptions des espèces, des genres et même d'autres divisions d'ordre plus élevé. » L'auteur a cherché ensuite à établir pour les inflorescences une classification pratique et suffisamment rationnelle. Parmi les nombreux exemples cités dans son mémoire, il n'en est aucun malheureusement choisi dans la famille des Commélinées.

Digitized by Google

CHAPITRE VII.

LES RACINES.

§ 1. — Caractères extérieurs.

Le *T. virginica* produit trois sortes de racines :

1° La *racine principale,* formée dans le prolongement de l'hypocotyle, ne prend qu'un faible développement : elle demeure grêle (diamètre = 0^{mm},5) et atteint 5 centimètres au plus de longueur; sa base, au contact de l'hypocotyle, est renflée de bonne heure et garnie de papilles (fig. 52, 53, 54, 80 et 81). Elle disparaît avec l'hypocotyle lui-même à la fin de la deuxième année de végétation au plus tard;

2° Les *racines adventives,* insérées aux nœuds de la portion souterraine des tiges, sont longues, cylindriques et relativement épaisses (diamètre = 2 à 3 millimètres). Elles persistent plusieurs années : durant la première, elles fonctionnent comme organes d'absorption; plus tard, elles perdent leurs radicelles et se gorgent de réserves alimentaires, pour constituer alors des organes de dépôt (*);

3° Les *radicelles,* nées sur les flancs de la racine principale et des racines adventives, sont assez nombreuses et grêles (diamètre de 0^{mm},3 à 0^{mm},5).

(*) Ce caractère s'accentue beaucoup dans le *Commelina tuberosa* L. et surtout dans le *Dichorisandra ovata,* dont les racines forment des tubercules renflés.

Digitized by Google

§ 2. — Histologie.

La structure des racines adventives sera décrite en premier lieu, parce qu'elle est la plus complète. La racine principale et les radicelles seront examinées ensuite.

I. — *Racines adventives.*

1. Faisceau (fig. 303 et 304). Le faisceau contient ordinairement six pôles ligneux et six pôles libériens; un large vaisseau central; des fibres primitives entre les massifs ligneux et les massifs libériens, ainsi qu'autour du vaisseau central; une assise péricyclique unique.

Les racines plus grêles n'ont que quatre ou cinq pôles; les racines plus vigoureuses en ont sept ou huit, avec deux ou trois vaisseaux au centre.

Les trachées possèdent des épaississements spiralés, spiro-annelés ou annelés très serrés (fig. 305). Les vaisseaux sont rayés de nombreuses ponctuations parallèles; les cellules vasculaires, toujours très longues, peuvent atteindre $1^{mm},4$ de longueur.

2. Système cortical. Il comprend :

Un *endoderme* dont les plissements se reconnaissent aussi facilement sur la coupe transversale que sur la coupe tangentielle (fig. 304 et 306);

Un *parenchyme cortical interne* composé de huit à douze assises de cellules sériées radialement, riches en amidon; méats quadrangulaires; cellules à raphides;

Un *parenchyme cortical externe* formé de trois ou quatre assises contenant peu ou pas d'amidon; méats triangulaires; des lacunes tangentielles existent parfois entre ce tissu et le précédent (fig. 307);

Une *assise sous-pilifère* formée de grandes cellules toutes semblables, bombées vers l'extérieur. Leur protoplasme, réduit de bonne heure à quelques rares cordons, contient un noyau qui persiste assez longtemps contre la paroi interne, du côté du parenchyme cortical; jamais d'amidon. Les parois externes et les parois latérales subissent une subérification précoce et prennent une coloration brune. Les cloisons latérales (radiales) sont en outre

Digitized by Google

plissées d'une façon aussi marquée que celles de l'endoderme (fig. 307), comme on peut s'en assurer principalement par les coupes tangentielles (fig. 308). La cloison plissée vue de face, dans les coupes radiales de la racine, présente une disposition scalariforme très nette (fig. 309);

Une *assise pilifère* subérisée de bonne heure et persistant à la surface des racines les plus vieilles à l'état de cellules vides, à membrane brune et plus ou moins flétrie (fig. 307 et 309).

Blessures. — A la surface des racines adultes, on voit assez souvent des taches d'un brun très foncé, étroites et allongées dans le sens de l'axe (longueur = 1 à 2 millimètres). La coupe transversale, au niveau d'une tache semblable, montre : En dessous des assises pilifère et sous-pilifère restées ordinairement normales, un groupe de cellules mortes à parois d'un brun très foncé. Tout autour, les cellules restées vivantes se sont recloisonnées trois ou quatre fois tangentiellement, formant un tissu subéreux (fig. 312).

Ces blessures étant cicatrisées depuis longtemps, il n'est pas possible de préciser, en l'absence de preuves directes, quelle est la cause de ces lésions. Peut-être s'agit-il de galeries creusées par une larve dans le parenchyme cortical externe.

Cytologie. — Des coupes tangentielles permettent d'étudier facilement le contenu des cellules du parenchyme des racines adultes. Dans les cellules dépourvues d'amidon, le protoplasme montre nettement une couche pariétale ainsi que de très nombreux cordons ramifiés et anastomosés (fig. 326). Le noyau est souvent en voie de fractionnement : il y a même parfois de deux à quatre noyaux groupés au centre de la cellule. Un ou plusieurs gros nucléoles sont contenus dans chaque noyau. Le suc cellulaire est abondant et incolore. De nombreux leucoplastes amylogènes s'observent autour des noyaux et dans les principaux cordons protoplasmiques. Ces leucoplastes sphériques (diamètre = $2\,^1/_2$ à 3 μ) sont entraînés par la circulation protoplasmique qui se manifeste toujours lorsque la température est favorable (*). L'iode communique à ces corps une coloration jaune; lorsqu'ils s'échappent

(*) Observation faite en décembre durant une série de beaux jours. La température du laboratoire, devant une fenêtre au soleil, était de 20° C.

Digitized by Google

d'une cellule déchirée, l'eau les fait gonfler et apparaître à l'état de vésicule.

Dans d'autres cellules, on peut constater la présence de bâtonnets d'amidon entraînés par le courant protoplasmique à l'intérieur des cordons. Ces bâtonnets sont des grains d'amidon en voie de formation (longueur, 5 à 10 μ). Au contact de l'eau, ils sont entourés d'une grande vésicule claire qui est le leucoplaste amylogène gonflé.

Dans les cellules remplies de gros grains d'amidon, le protoplasme ne s'observe que difficilement; les grains elliptiques, très nombreux et immobiles, mesurent alors jusqu'à 17 μ suivant leur plus grand diamètre.

La turgescence des cellules du parenchyme cortical est très grande : elle correspond à peu près à une solution de nitrate de potassium à 5 °/₀. C'est seulement dans cette solution saline que le protoplasme commence, en effet, à se plasmolyser. Ici, comme dans l'épiderme, les masses protoplasmiques plasmolysées sont tantôt irrégulières et rattachées à la paroi par de nombreux fils très fins (fig. 327), tantôt arrondies et sans prolongements filiformes (fig. 328).

Quant à la membrane cellulaire, elle est entièrement cellulosique. Les cloisons, relativement épaisses, sont striées obliquement et munies de nombreuses ponctuations simples (fig. 329, coupe longitudinale, et 330, coupe transversale). Le procédé de Gardiner permet de constater que de fins prolongements protoplasmiques, correspondant aux ponctuations, relient entre elles toutes les cellules du parenchyme cortical (fig. 331).

Çà et là des cellules cristalligènes étroites, mais allongées (longueur moyenne = 0^{mm},75) (*), contiennent des raphides d'oxalate de chaux et du mucilage; leur section transversale est un polygone de quatre à six côtés. Ces cellules ont été décrites en détail, en même temps que les éléments correspondants des tiges et des feuilles (p. 129).

(*) Les autres cellules du parenchyme ont en moyenne 0^{mm},3 de longueur.

Digitized by Google

II. — *Racine principale.*

1. Faisceau (fig. 313) : Toujours trois pôles ligneux et trois pôles libériens. Un des pôles ligneux est antérieur, c'est-à-dire qu'il se trouve exactement dans le plan de symétrie de la plantule et en dessous du cotylédon.

2. Système cortical : Le parenchyme cortical interne comprend quatre assises (l'endoderme compris); l'externe, une seulement; l'assise sous-pilifère montre de très grandes cellules à cloisons radiales plissées; l'assise pilifère est morte (fig. 313).

III. — *Radicelles.*

1. Faisceau : Le nombre des pôles varie selon le diamètre du faisceau : quatre trachées polaires et un vaisseau central lorsque le diamètre du faisceau est de $0^{mm},14$ environ; trois trachées polaires et un vaisseau central lorsque ce diamètre est de $0^{mm},09$; deux trachées polaires et une trachée centrale lorsque le diamètre est de $0^{mm},07$; enfin deux trachées seulement lorsque le diamètre est réduit à $0^{mm},05$ (fig. 314, 315 et 316).

Dans les faisceaux les plus grêles, le péricycle est interrompu en face des pôles ligneux. Dans la radicelle représentée par la figure 315, l'une des deux trachées polaires touche à l'endoderme, l'autre en est séparée par une très petite cellule péricyclique. Dans la radicelle la plus mince (fig. 316), les deux trachées touchent à l'endoderme.

2. Système cortical : Il comprend sept ou huit assises cellulaires dans les radicelles les plus fortes, quatre ou cinq seulement dans les plus grêles. L'endoderme, l'assise sous-pilifère et l'assise pilifère sont toujours très nettement reconnaissables (fig. 316).

Les trois radicelles qui prennent naissance de bonne heure et avec une régularité absolue à la base organique de la racine principale, contre l'hypocotyle, méritent une mention spéciale (fig. 55, 56, 57, etc.). Elles sont toujours grêles et dans leur faisceau tripolaire ou bipolaire, les premières trachées sont souvent en contact avec l'endoderme, le péricycle étant interrompu (fig. 317).

Digitized by Google

HISTORIQUE.

Depuis que **M. Van Tieghem** a montré, dans son important mémoire de 1870 (**188**), l'uniformité de la structure primaire des racines chez toutes les plantes vasculaires, les recherches plus récentes n'ont porté que sur des points de détail. Toutefois ces recherches, en précisant mieux les caractères propres de chaque tissu, ont conduit à des dénominations plus exactes. Pour la racine, les termes « endoderme » et « péricycle » sont plus convenables que les anciens noms qui trop souvent rappelaient des particularités ou des fonctions qui ne sont pas constantes; telles étaient les dénominations de « membrane protectrice, péricambium, assise rhizogène, etc. ».

Il est cependant une assise pour laquelle on n'a pas encore trouvé, semble-t-il, le nom qu'elle mérite : je veux parler de l'assise située immédiatement sous l'assise pilifère et qui a été nommée tour à tour « assise épidermoïdale » par **M. Olivier** (**134**), « membrane épidermoïdale » par **M. Gérard** (**57**), « endoderme externe » par plusieurs auteurs allemands, « assise subéreuse » par **M. Van Tieghem** (**194**), « exoderme » par **M. Vuillemin** (**206**). Cette assise a une origine variable, et le seul caractère constant est sa position. Elle ne constitue donc pas une unité morphologique, mais elle représente seulement une adaptation spéciale. Dès lors, il convient de la désigner, non pas par un *nom*, mais par un *qualificatif* : il suffit de l'appeler « assise sous-pilifère », comme dans les descriptions qui précèdent. On sait que l'assise pilifère elle-même n'est pas homologue dans les Dicotylées et dans les Monocotylées; aussi c'est avec raison qu'elle est désignée par un qualificatif rappelant son caractère adaptationnel.

M. Vuillemin (**206**, p. 82) a cherché à établir un rapprochement entre l'assise sous-pilifère des racines d'une part, l'assise sous-épidermique des tiges, des feuilles, des anthères et des sporogones d'Hépatiques d'autre part. Ces homologies me semblent loin d'être établies, et cette considération me paraît être un motif de plus pour ne pas admettre le terme exoderme.

Dans l'assise sous-pilifère de toutes les racines et radicelles du *T. virginica*, les cloisons radiales sont très nettement plissées comme celles de l'endo-

Digitized by Google

derme. En 1887, M. Van Tieghem constatait ce caractère chez les Restiacées et ajoutait que la même chose pouvait s'observer dans plusieurs plantes terrestres, principalement chez les Monocotylées (**191**, p. 450).

Dans les radicelles les plus grêles du *T. virginica,* le péricycle est interrompu en face des pôles ligneux ou seulement en face de l'un d'eux. **Duval Jouve** avait déjà constaté ce caractère exceptionnel chez les Graminées (**41**, p. 361). **M. Van Tieghem** a retrouvé cette anomalie dans les racines, non seulement de diverses Graminées et Cypéracées (**188**, p. 140), mais encore de plusieurs Centrolépidées, Ériocaulées, Joncées, Mayacées et Xyridées (**192**).

Digitized by Google

§ 3. — Histogenèse.

I. — *Racines adventives.*

La coupe radiale du sommet des racines à sept pôles (fig. 318 et 319), comme aussi celle du sommet des racines moins vigoureuses à cinq pôles (fig. 320 et 321), montrent trois histogènes bien distincts :

1° *L'histogène du faisceau ;*

2° *L'histogène du système cortical* (y compris l'assise pilifère). Il est constitué par une seule assise cellulaire. Dans les racines vigoureuses, on y reconnait six cellules non encore cloisonnées tangentiellement (fig. 319); dans les racines plus grêles, on en trouve quatre (fig. 321). De ces six ou quatre cellules, les deux centrales doivent seules être considérées comme initiales : elles sont marquées *i* dans les deux figures précédentes (*).

L'assise pilifère et l'assise sous-pilifère sont reconnaissables de bonne heure, mais il est difficile de décider si elles sont unies par un lien génétique;

3° *L'histogène de la coiffe.*

Les initiales qui composent ces trois histogènes alternent régulièrement entre elles.

A l'état adulte, les cellules de l'assise pilifère sont sensiblement en nombre double de celui des cellules de l'assise sous-pilifère. Il en résulte qu'entre les éléments de ces deux tissus, il y a successivement alternance, puis opposition (fig. 307). Cette disposition spéciale s'observe déjà à un stade très jeune, sous la coiffe, à une très petite distance du sommet végétatif (fig. 310). En se rapprochant davantage encore du sommet de la racine, il n'est plus possible d'obtenir des coupes transversales de ces cellules, parce qu'elles sont fortement incurvées vers le centre de la racine.

Toutefois, dans une racine qui s'était développée dans l'eau hors saison, j'ai pu constater, peu de temps après la formation des papilles radiales, que

(*) En réalité, il y a quatre cellules initiales, mais deux seulement peuvent être rencontrées par une coupe radiale.

Digitized by Google

les cellules pilifères et les cellules sous-pilifères étaient sensiblement en même nombre; elles n'étaient pas exactement superposées, mais leur disposition semblait indiquer qu'elles pouvaient cependant provenir d'une assise unique qui se serait subdivisée par des cloisons tangentielles ou obliques (fig. 311). Ainsi séparées, les cellules de l'assise pilifère auraient pu se dédoubler par des cloisons radiales et réaliser la disposition caractéristique de l'état adulte.

II. — *Racine principale.*

La coupe radiale de son sommet (fig. 322 et 323) ne diffère des précédentes qu'en ce que, dans l'histogène du système cortical, les cellules voisines des deux initiales sont déjà cloisonnées tangentiellement (*).

III. — *Radicelles.*

Malgré son exiguïté, le sommet des radicelles contient encore trois histogènes bien distincts (fig. 324 et 325). Toutefois une différence est à signaler : l'histogène du système cortical se compose d'une seule cellule initiale qui est comprise entre l'initiale du faisceau et l'initiale de la coiffe, de sorte qu'il n'y a pas alternance, mais superposition.

HISTORIQUE.

De nombreux et patients travaux ont été consacrés à l'étude du sommet végétatif des racines. Les premières observations de **Hanstein** sur les radicules embryonnaires (**77**), bientôt suivies de celles de **Reinke** sur les racines en voie de développement (**139**), firent admettre prématurément la théorie du dermatogène, du périblème et du plérome.

Des faits en désaccord avec cette théorie furent, en effet, signalés par **MM. Sachs** (**149**), **Strasburger** (**177**), **Russow** (**143**) et **Prantl** (**136**).

(*) Même observation qu'au bas de la page précédente.

Digitized by Google

En étendant ses recherches à un grand nombre d'espèces, **M. de Janczewski** (86 et 87) reconnut cinq types différents de structure. Bientôt **M. Treub** (183) en décrivit trois chez les Monocotylées et **M. Eriksson** (45) quatre chez les Dicotylées.

Par la suite, il devint impossible de définir nettement les types et de leur accorder une importance réelle, à cause de l'existence de nombreuses formes intermédiaires et aussi à cause des différences constatées, dans une même plante, entre la radicule avant la germination et la racine en voie de développement.

A **M. Flahault** revient le mérite d'avoir, dans un mémoire de grande valeur (52), tiré les conclusions exactes que comporte un ensemble considérable de faits en apparence contradictoires. D'après lui, il n'existe que deux types de structure et ils sont caractérisés par l'origine de l'assise pilifère : le premier appartient aux Monocotylées, le second aux Dicotylées. La spécialisation plus ou moins grande des initiales est au contraire sujette à toutes les variations possibles : elle dépend, non seulement des espèces, mais encore de l'âge et de la vigueur des racines. C'est ainsi que souvent des initiales spéciales ne peuvent être reconnues dans les racines à gros sommet ni dans celles qui, malgré un diamètre plus faible, ont des cloisonnements très actifs. « Ce n'est pas à un manque de différenciation qu'il faut attribuer la structure du sommet de ces racines, mais bien plutôt à une confusion résultant du grand développement cellulaire » (52, p. 160).

Pour apprécier à leur juste valeur les caractères fournis par les sommets végétatifs, il faudrait, comme le fait remarquer justement M. Flahault, comparer des états réellement comparables. On conçoit dès lors à quelles difficultés on se heurte quand on recherche des caractères héréditaires dans les phases du développement des organes. Quoique présentant le plus grand intérêt au point de vue de l'anatomie générale, l'histogenèse restera donc longtemps encore sans application à la botanique systématique.

Dans un mémoire plus récent, **M. Schwendener** (169) reconnait les deux types de M. Flahault, mais il formule des réserves au sujet de la distinction des histogènes et en particulier de la distinction établie entre le

Digitized by Google

périblème et le plérome. D'autre part, il n'admet pas, comme on le fait généralement, que le nombre des initiales puisse être indéterminé. Pour des raisons géométriques, toute coupe radiale axiale ne peut, selon lui, présenter plus de deux cellules initiales, l'une à droite, l'autre à gauche de la ligne médiane. Il réserve le nom de « cellules initiales » aux cellules qui possèdent la faculté illimitée de se diviser. Les cellules-segments qui s'en détachent peuvent rester quelque temps indivises, mais elles ne sont nullement équivalentes aux initiales (*).

M. Van Tieghem, dans la deuxième édition de son *Traité de Botanique*, semble partager cette manière de voir, car il n'admet, dans chaque histogène des racines de Phanérogames, qu'une seule initiale ou au plus une tétrade d'initiales au milieu des segments encore indivis et plus ou moins nombreux.

Je me suis conformé également à l'opinion de M. Schwendener, et c'est pour cette raison que dans les figures 319 et 321, les cellules marquées *i* sont seules considérées comme initiales.

Mes observations sur le sommet végétatif de la radicule embryonnaire, de la racine principale, des racines adventives et des radicelles du *T. virginica* concordent avec les résultats généraux du travail de M. Flahault. Partout les trois histogènes sont parfaitement distincts, mais le nombre des initiales varie selon la vigueur du sommet végétatif. Ainsi dans les radicelles, dont le sommet est toujours très étroit, l'histogène du parenchyme cortical ne contient qu'une initiale (fig. 325); dans la radicule embryonnaire, le même histogène comprend deux initiales (une seule est visible dans la coupe de la figure 45; toutes les deux se montrent dans la figure 46); dans la racine principale des plantules et dans toutes les racines adventives de l'adulte, il y a quatre initiales pour le parenchyme cortical (naturellement deux seulement sont visibles dans les coupes radiales, figures 323, 321 et 319).

On remarquera que, dans une même racine, le nombre des initiales du

(*) Les considérations exposées pages 118 et 119, à propos du sommet végétatif des tiges, trouvent également ici leur application.

Digitized by Google

parenchyme cortical augmente avec la largeur du sommet : c'est ce que montre très clairement la racine principale qui possède deux initiales avant et quatre après la germination (*). Le remplacement d'une cellule initiale unique par deux ou quatre, dans un même histogène, se fait par cloisonnement vertical médian.

Seuls les sommets les plus larges des racines adventives contiennent, en nombre variable, des cellules-segments encore indivises à côté des initiales (fig. 321 et 319).

Il me reste à discuter les observations de deux auteurs qui se sont occupés de l'histogenèse des racines dans les Commélinées.

M. Treub (183) a décrit et figuré la structure du sommet végétatif d'une racine aérienne du *Spironema fragrans*. Ce sommet est identique à celui des racines adventives du *Tradescantia virginica*, sauf que, étant plus volumineux, l'histogène du parenchyme cortical montre sur la coupe radiale (183, fig. 26) « une rangée de huit à dix cellules séparant la coiffe du cylindre central (**) avec une grande régularité ». Conformément à ce qui précède, nous y verrons deux initiales avec trois ou quatre cellules-segments encore indivises de chaque côté.

D'après **M. Schwendener** (169), la racine du *Tradescantia Sellowii* (***) possède certaines particularités qu'il a retrouvées dans le *Triticum repens*, le *Maranta Legrelliana*, le *M. Leitzei* et quelques dicotylées. Les initiales du faisceau sont à peu près superposées aux initiales du parenchyme cortical, de sorte qu'un lien génétique pourrait exister entre ces deux sortes d'initiales. L'auteur est porté à admettre, dans ce cas, une origine commune pour le

(*) Pour décider si le nombre des initiales est deux ou quatre, il faut évidemment examiner un assez grand nombre de racines coupées radialement : si toutes montrent deux initiales, c'est qu'en réalité il y en a quatre. S'il n'y en avait réellement que deux, certains sommets convenablement sectionnés ne montreraient qu'une initiale sur la coupe.

(**) Le texte porte, par erreur évidemment, périblème au lieu de plèrome.

(***) Dans la monographie de C.-B. Clarke, le *Tradescantia Sellowiana* Kunth est indiqué comme synonyme de *T. elongata* G.-F.-W. Meyer. Je n'ai pu me procurer cette espèce, mais il est vraisemblable, d'après la figure de Schwendener, que le sommet de sa racine diffère à peine de celui du *T. virginica*. La différence semble résider plutôt dans l'interprétation spéciale que l'auteur a cru devoir adopter.

Digitized by Google

périblème et le plérome. Toutefois, il fait remarquer que ses observations ont toutes été faites sur des radicules ou sur des racines latérales à l'état stationnaire, et il lui semble impossible de les étendre d'emblée aux racines en pleine activité de végétation.

Quelle portée faut-il attribuer aux faits observés par M. Schwendener? Il se peut qu'au moment de la première apparition des racines, les initiales de divers histogènes aient entre elles un lien génétique; il se peut que ce lien génétique primitif soit reconnaissable par la suite, même dans les sommets en pleine végétation, surtout lorsqu'il s'agit de radicelles grêles (c'est le cas de notre figure 325). Mais cela ne me paraît pas avoir une bien grande importance en anatomie comparée, car, dans l'immense majorité des cas, le faisceau de la racine possède certainement des initiales propres. D'ailleurs, l'origine première des histogènes ne prouve rien concernant leur individualité ultérieure, car il est évident que dans l'embryogenèse, tous les tissus dérivent d'une même cellule-œuf. Si, dans certaines Papilionacées, l'écorce et le faisceau semblent avoir une origine commune, cela doit s'expliquer, comme M. Flahault l'a fait le premier, par une « coufusion » résultant d'une grande activité de cloisonnement dans le sommet végétatif de ces racines. Dans les cas semblables, la séparation des histogènes devient pratiquement impossible avec les moyens d'investigation que nous possédons.

Au surplus, la disposition des initiales en opposition ou en alternance est un fait de peu de valeur, puisqu'elle dépend des tensions qui existent dans les cloisons d'âge différent. On sait combien est chose fréquente l'allongement de certaines cloisons amenant l'alternance de cellules primitivement superposées.

Au point de vue de l'histogenèse, comme à celui de la phyllogénie, l'individualité du faisceau multipolaire des racines me paraît bien établie et constituer un fait de la plus haute valeur morphologique.

Un point, resté obscur encore, est relatif à la genèse de l'assise sous-pilifère dans les racines monocotylées. Dans la première édition de son *Traité de Botanique* (p. 703), M. **Van Tieghem** lui attribue une genèse qu'il semble modifier dans la seconde édition (p. 695). Je ne puis me prononcer ici d'une façon définitive, bien que je sois porté à admettre entre

Digitized by Google

l'assise pilifère et l'assise sous-pilifère, dans le *T. virginica,* un lien génétique semblable à celui admis par M. Van Tieghem dans la première édition de son *Traité* (voyez fig. 311).

Une dernière question peut se rattacher à l'histogenèse : c'est la question de l'origine même des racines et des radicelles. Ce sujet très spécial a fait l'objet de recherches patientes et très approfondies de la part de **MM. Van Tieghem** et **Douliot** (195). Diverses Commélinées ont été étudiées par eux à ce point de vue. On trouvera également dans leur mémoire l'indication des travaux antérieurs relatifs à l'origine première des membres endogènes.

Digitized by Google

RÉSUMÉ.

CHAPITRE PREMIER : LA GRAINE.

§ 1. — Les stades du développement de la graine (p. 9).

Toutes les parties de la graine ont été étudiées dans leur développement à partir de l'ovule orthotrope et bitégumenté (fig. 6). Cette étude ayant surtout pour but de permettre l'homologation des diverses assises du spermoderme, il suffira de dire ici en résumé quelle est l'organisation à l'époque de la maturité.

§ 2. — Le spermoderme (p. 10).

La *primine* comprend quatre assises cellulaires (fig. 7 et 17). L'Ép. e. P. et les deux assises du Tf. P. sont représentés par de grandes cellules vides, friables, à membrane mince et cellulosique. L'Ép. i. P., en proliférant au sein du Tf. P., a produit des groupes de cellules réticulées et sclérifiées (fig. 11). L'Ép. i. P. proprement dit est très résistant : il est formé de cellules à membrane brunâtre, légèrement imprégnée de silice; leur cavité est presque entièrement remplie par un corps solide, transparent, de forme très spéciale, taillé à facettes courbes et creusé de plusieurs petites cavités latérales (fig. 20 à 25). Ce corps est formé d'une petite quantité de matière organique azotée et d'une forte proportion de silice. Le noyau contenu dans les jeunes cellules de l'Ép. i. P. (fig. 8 et 9) s'est fragmenté (fig. 12 et 13), puis s'est résorbé complètement pendant que s'opérait le dépôt de la silice.

La *secondine* comprend deux assises cellulaires cartilagineuses d'un brun foncé. Les cellules de l'Ép. e. S. ont une cavité aplatie, une cuticule épaisse moulée contre l'Ép. i. P., et des couches externes d'épaississement marquées de fines stries concentriques (fig. 19). Cette structure n'est reconnaissable

Digitized by Google

que sur les coupes transversales de la graine. Les cellules de l'Ép. i. S. sont très allongées (fig. 30) et leurs parois sont modérément épaissies.

Le *nucelle* est distendu et réduit à une mince lame sans structure, sauf au-dessus du hile, où plusieurs couches de cellules écrasées se retrouvent assez facilement.

La portion du spermoderme qui recouvre l'embryon a la forme d'une calotte conique qui se détache lors de la germination : c'est l'opercule micropylaire.

Les caractères remarquables du spermoderme des Commélinées n'ont jamais été signalés; ils ne paraissent pas exister en dehors de cette famille.

§ 3. — L'albumen (p. 18).

Très abondant, dur et fragile, l'albumen est légèrement ruminé. A sa surface se trouve une couche discontinue de cellules à contenu protéique et à membrane cellulosique (fig. 31, 32, 33 et 41). Le reste est constitué par des cellules dont les cloisons excessivement minces, non cellulosiques, sont très difficiles à mettre en évidence; elles contiennent un protoplasme abondant, un noyau volumineux mais ratatiné et beaucoup d'amidon en grains polyédriques, rarement isolés (diamètre $= 4$ à $5\ \mu$), ordinairement réunis en masses arrondies (diamètre atteignant $35\ \mu$) (fig. 34, 37, 39, 40).

L'albumen des Commélinées n'avait jamais été étudié. L'existence de cellules périphériques à contenu protéique rappelant celles qui existent chez les Graminées, les Polygonées, etc., tend à confirmer le rôle important que divers auteurs attribuent à ces éléments.

§ 4. — L'embryon (p. 21).

Long de $0^{mm},52$, l'embryon est droit, antitrope, étranglé en son milieu par une saillie interne et circulaire du spermoderme; fente cotylédonaire petite, presque fermée; suspenseur nul.

L'*hypocotyle* possède un cylindre central de procambium, un parenchyme cortical et un épiderme. Dans le cylindre central, on distingue un péricycle,

Digitized by Google

une file axiale de cellules hexagonales entourée de six secteurs : trois larges contenant chacun un îlot générateur (L M L); trois étroits alternants (fig. 48).

La *région radiculaire* montre le sommet végétatif de la racine principale : trois histogènes, celui du parenchyme cortical comprenant deux cellules initiales disposées côte à côte perpendiculairement au plan de symétrie de l'embryon (fig. 46). La coiffe est recouverte par l'épiderme.

La *région gemmulaire* est occupée par le sommet végétatif de la tige principale et l'ébauche de la feuille [1] (fig. 45).

Le *cotylédon* contient deux faisceaux procambiaux situés l'un à droite, l'autre à gauche du plan de symétrie (fig. 49 et 50).

Dans la racine embryonnaire du *Tinantia erecta* et de l'*Heterachtia pulchella,* M. de Solms-Laubach a soutenu qu'il n'existe que deux groupes d'initiales recouverts par une gaine radiculaire comparable à celle des Graminées. M. Flahault a admis l'existence d'une gaine radiculaire chez le *Commelina tuberosa.* MM. Van Tieghem et Douliot ont restitué à la racine une partie de la masse de cellules considérée comme gaine radiculaire par MM. de Solms-Laubach et Flahault. Selon moi, la gaine radiculaire chez le *T. virginica* est réduite à l'épiderme qui recouvre directement la coiffe; la racine embryonnaire possède trois histogènes et non pas deux seulement.

La comparaison de l'embryon du *T. virginica* avec celui d'autres Monocotylées permet aussi quelques rapprochements intéressants.

CHAPITRE II : L'HYPOCOTYLE ET LE COTYLÉDON.

§ 1. — Les stades du développement des plantules (p. 25).

Ils ont été étudiés depuis la germination jusqu'au début de la deuxième année. La série des figures 51 à 60 indique les caractères extérieurs des plantules.

§ 2. — L'hypocotyle (p. 28).

L'hypocotyle comprend un entrenœud, une base en contact avec la racine principale et un sommet ou nœud cotylédonaire.

Digitized by Google

I. — *Entrenœud de l'hypocotyle* (p. 28).

La longueur de cet entrenœud est très variable suivant les conditions dans lesquelles s'opère la germination : presque nulle en pleine lumière, cette longueur peut atteindre 60 millimètres dans l'air à l'obscurité, et même 143 millimètres dans l'eau à l'obscurité. Le développement histologique n'est pas lié au degré d'allongement, mais seulement à l'apparition des membres nouveaux (feuilles, radicelles). Toutefois la structure des hypocotyles longs est comme défigurée : les trachées initiales étirées deviennent méconnaissables et des déchirures se produisent dans les tissus. Il convient donc d'étudier de préférence les hypocotyles courts.

L'entrenœud hypocotylé comprend, dans toute son étendue, un cylindre central, un parenchyme cortical avec endoderme et un épiderme sans stomates. L'histogenèse du cylindre central prouve que celui-ci se compose : de deux pôles ligneux centripètes, l'un à droite, l'autre à gauche du plan de symétrie (chacun de ces pôles est formé de trois trachées seulement); de trois faisceaux libéro-ligneux L M L à bois centrifuge, dont un médian postérieur et deux latéraux (chacun d'eux possède une petite zone cambiale entre bois et liber); d'un tissu fondamental représenté par une cellule centrale, par quelques cellules situées entre les faisceaux et par un péricycle (exceptionnellement ce tissu fondamental est méatique) (fig. 90 à 93).

Des coupes longitudinales permettent de retrouver les trachées des pôles centripètes et de constater leur étirement considérable dans les hypocotyles longs (fig. 86) comparés aux hypocotyles courts (fig. 85).

II. — *Base de l'hypocotyle* (p. 31).

L'épiderme exfolié découvre l'assise pilifère de la racine principale. Celle-ci contient un faisceau libéro-ligneux tripolaire. Des trois pôles ligneux de la racine, le médian antérieur se termine en pointe libre, tandis que les deux latéro-postérieurs font suite aux deux pôles ligneux centripètes de l'hypocotyle (fig. 84 et 85). Quant aux faisceaux libéro-ligneux L M L, ils se terminent à la base de l'hypocotyle à l'endroit où de nombreuses trachées très serrées donnent insertion aux trois premières radicelles (fig. 112).

Digitized by Google

III. — *Sommet de l'hypocotyle* (p. 31).

Deux faisceaux cotylédonaires sont situés l'un à droite, l'autre à gauche du plan de symétrie. Leur portion ligneuse est en contact avec les deux pôles ligneux centripètes de l'hypocotyle; leur portion libérienne est formée par deux petites branches détachées du liber des faisceaux M et L voisins (fig. 114). Les faisceaux L M L traversent le nœud cotylédonaire pour se rendre dans la feuille [1].

MM. Gérard et Van Tieghem admettent le passage des tissus de la racine dans la tige et une torsion de 180° qui transformerait le bois centripète en bois centrifuge. On ne constate, dans le *T. virginica,* ni passage ni torsion. La structure de l'hypocotyle de cette plante s'explique très simplement par le contact du faisceau tripolaire de la racine avec les deux faisceaux cotylédonaires et les trois faisceaux de la feuille [1].

M. Gérard ayant décrit l'organisation du *Commelina tuberosa,* j'ai cru devoir reprendre l'étude de l'hypocotyle dans cette espèce. J'y ai trouvé une structure identique à celle du *T. virginica,* sauf que le faisceau de la racine possède quatre pôles et que la feuille [1] reçoit quatre faisceaux. L'hypocotyle du *Commelina communis,* du *C. clandestina,* de l'*Heterachtia pulchella* et du *Tinantia fugax* se rattachent également au même type.

Les autres particularités histologiques intéressantes sont relatives à la terminaison en pointe libre d'un ou de deux pôles ligneux de la racine, à l'existence d'une zone cambiale dans les faisceaux destinés à la feuille [1], à la plasmolyse dans l'endoderme et à la formation de lacunes de déchirement dans le cas d'un accroissement intercalaire considérable.

§ 3. — Le cotylédon (p. 38).

Le cotylédon comprend une gaine ouverte par une petite fente, un pétiole cylindrique et un suçoir hémisphérique qui reste emprisonné dans le spermoderme. Avant la germination, l'axe du cotylédon est droit et coïncide avec l'axe de l'embryon; dès le début de la germination, la gaine s'accroît

Digitized by Google

plus rapidement d'un côté et rejette le pétiole de l'autre côté. Par suite de cette courbure, le pétiole semble inséré sur le côté et près de la base de la gaine. Le nombre des individus à cotylédon courbé à droite du plan primitif de symétrie est sensiblement égal au nombre des individus à cotylédon courbé à gauche (fig. 78 à 81; 101 et 102; 116 et 120).

Les deux faisceaux cotylédonaires sont unipolaires et à orientation normale. Ils parcourent la gaine et le pétiole sans se ramifier ni s'anastomoser; ils se terminent dans le suçoir en dispersant leurs éléments. Le sommet organique du cotylédon est le suçoir lui-même et non la pointe plus ou moins effilée qui surmonte la gaine cotylédonaire (fig. 81).

Toute l'organisation des plantules est résumée par les figures 80 à 83 ainsi que par la série des coupes transversales reproduites par les figures 110 à 119.

M. Van Tieghem a décrit avec exactitude le parcours des faisceaux dans le cotylédon des Commélinées, mais il a admis sans nécessité l'existence d'une « gaine supérieure ». M. de Solms-Laubach a pensé que le sommet organique du cotylédon se trouve à la limite supérieure de la fente cotylédonaire (au sommet de la gaine) et que le suçoir prend naissance sur la partie dorsale du cotylédon. La structure du cotylédon avant la germination et aussi le parcours des faisceaux dans cet organe lorsqu'il est adulte ne me permettent pas de partager l'opinion de M. de Solms-Laubach.

§ 4. — Observations physiologiques sur la germination.

I. — *Rôle du spermoderme* (p. 44).

Les graines mûres et intactes se conservent indéfiniment dans l'eau : elles y germent normalement. La résistance à la putréfaction semble provenir de la structure même du spermoderme et non d'une substance antiseptique. Bien que les graines gonflent très peu dans l'eau, les téguments sont cependant suffisamment perméables : dans le *T. virginica,* comme dans d'autres espèces de plantes, les téguments n'ont d'influence que sur la rapidité du gonflement de la graine.

Digitized by Google

II. — *Résistance à la germination* (p. 47).

Dans un semis de graines de même provenance, les germinations se produisent successivement, à des intervalles de temps très inégaux, même lorsque les conditions extérieures restent constantes. La germination se fait plus facilement dans l'eau que dans la terre humide. Toutes les expériences tentées en vue de déterminer la cause de ces irrégularités sont restées sans résultat. Une élévation notable de température favorise le pouvoir germinatif, mais ne le régularise pas. Il semble qu'un facteur important soit la difficulté que l'eau éprouve à pénétrer jusqu'à l'embryon. L'enlèvement de l'opercule micropylaire a pour effet d'augmenter beaucoup le nombre des germinations qui se manifestent, presque toutes, durant la première quinzaine, au lieu de se répartir inégalement pendant la période d'une année ou deux.

III. — *Plantules développées dans l'eau* (p. 54).

Dans l'eau, les plantules dépérissent après l'épuisement des réserves alimentaires de l'albumen. A l'obscurité, un accroissement intercalaire extrêmement intense se manifeste dans l'entrenœud hypocotylé. Le défaut de stabilité provoque la formation de courbures les plus diverses : la fixation de la graine suffit pour amener le développement corrélatif des organes. La comparaison avec les plantules d'autres espèces fournit des exemples d'équivalence physiologique de membres de valeur morphologique différente.

IV. — *Courbure du cotylédon* (p. 56).

Le développement asymétrique du cotylédon, pendant la germination, amène une courbure soit à droite, soit à gauche. Des expériences ont démontré que cette courbure ne provient pas de l'action perturbatrice des forces extérieures telles que la lumière, l'humidité, la pesanteur. Elle résulte donc de causes internes, et le sens de la flexion est déterminé d'avance.

Digitized by Google

Plusieurs autres Commélinées se comportent de la même manière; chez d'autres encore, l'asymétrie du cotylédon adulte est très peu prononcée.

Dans le *Phœnix* et l'*Allium* étudiés par J. Sachs, la courbure du cotylédon est, au contraire, déterminée par le géotropisme, comme j'ai pu le vérifier.

CHAPITRE III : LES TIGES.

§ 1. — Caractères extérieurs (p. 61).

Il y a lieu de distinguer la tige principale, les tiges primaires et les tiges secondaires.

§ 2. — Parcours des faisceaux.

I. — *Caractères généraux.*

A. *Catégories de faisceaux* (p. 63) : Un segment quelconque contient trois catégories de faisceaux, savoir :

1° Des faisceaux *foliaires* ou sortants, faisceaux complètement individualisés, passant des feuilles dans la tige. Ceux qui proviennent d'une même feuille constituent une « trace foliaire ». Celle-ci comprend un faisceau médian (M), deux faisceaux latéraux (L), des faisceaux intermédiaires (i, i', i'', etc.) et des faisceaux marginaux (m, m', m'', m''', etc.). En section transversale, la trace foliaire présente une forme irrégulièrement étoilée : les faisceaux situés aux angles rentrants de l'étoile sont dits internes, ceux qui occupent les angles saillants sont dits externes (fig. 121, 131 et 134).

2° Des faisceaux *anastomotiques* ou réparateurs, sortes de sympodes résultant de la fusion des extrémités inférieures des foliaires. Ils sont les uns internes, les autres externes. Les premiers, situés dans l'espace circonscrit par la trace foliaire, sont les sympodes des foliaires internes; les seconds, disposés en cercle à la périphérie, sont les sympodes des foliaires externes.

3° Des faisceaux *gemmaires* provenant des bourgeons axillaires et visibles seulement dans les nœuds de la tige. Les gemmaires internes d'un bourgeon

Digitized by Google

s'unissent aux anastomotiques internes de la tige mère, comme les gemmaires externes s'unissent aux anastomotiques externes.

B. *Nombre des faisceaux* (p. 65) : Les segments caulinaires contiennent de treize à quatre-vingt-treize faisceaux et réalisent neuf modèles différents, définis par le nombre des faisceaux composant la trace foliaire (voir p. 65).

C. *Parcours des faisceaux* (p. 66) : Malgré la diversité des « modèles », le parcours des faisceaux appartient toujours à un même « type » dont l'énoncé très simple de la page 66 n'est pas susceptible d'être résumé.

Le segment [3] d'une tige principale, les segments [5] et [11] d'une tige primaire ont servi d'exemples (p. 67). Le parcours dans ces trois segments a été représenté par des projections horizontales du nœud (fig. 122, 132 et 135) et par des préparations de la région périphérique rendue transparente, colorée et étalée (fig. 137 et 139).

Le parcours des faisceaux étudié dans le sommet végétatif d'un bourgeon (p. 71, fig. 140 et 141) a démontré clairement que les anastomotiques externes ne sont que les prolongements, vers le bas, des foliaires externes. Il n'y a donc pas de faisceaux « propres à la tige », comme on l'a soutenu. Ce qui a donné naissance à cette erreur, c'est l'étude exclusive et sommaire des *Tradescantia* contenant un petit nombre de faisceaux, et surtout l'observation, en coupe longitudinale, des parties trop jeunes, dans lesquelles les faisceaux externes ne sont pas encore suffisamment différenciés.

II. — *Caractères spéciaux* (p. 72).

L'organisation rigoureusement observée dans toute l'étendue d'un certain nombre de tiges principales, de tiges primaires et de tiges secondaires, est résumée par les tableaux de la page 73 et suivante. Ces tableaux montrent que le nombre des faisceaux va d'abord en augmentant lentement de bas en haut, puis en diminuant légèrement. Les segments les plus complets occupent à peu près le milieu de la région aérienne des tiges primaires. D'une tige à une autre, les variations dépendent de la vigueur de la pousse.

Digitized by Google

HISTORIQUE.

A. Catégories de faisceaux d'après les auteurs (p. 75).

B. Nombre des faisceaux (p. 77).

C. Parcours des faisceaux (p. 78) : La tige des Commélinées a attiré l'attention de plusieurs anatomistes, surtout celles des espèces rampantes, qui contiennent peu de faisceaux. Leur structure a généralement été considérée comme l'un des types principaux de l'organisation des Monocotylées, mais ce type a été très diversement compris.

Falkenberg a admis implicitement que tous les faisceaux provenant d'une feuille se comportent de la même manière. D'après lui, le type des Commélinées est caractérisé par l'existence de faisceaux périphériques propres à la tige et par le fait qu'après avoir pénétré dans la région centrale, les faisceaux foliaires s'y anastomosent sans revenir vers l'extérieur. Il a été démontré, dans ce mémoire, que les foliaires externes ne se comportent pas comme les foliaires internes et qu'il n'y a pas de faisceaux propres à la tige.

Guillaud a reconnu que les foliaires sont de deux ordres : ceux qu'il a qualifiés de premier ordre correspondent à nos foliaires internes; ceux de second ordre, à nos foliaires externes. Mais en simplifiant trop son schéma, Guillaud a méconnu l'existence des faisceaux anastomotiques.

Les idées de Falkenberg ont été admises par de Bary et par les anatomistes allemands. Quelques auteurs français, en résumant l'énoncé de Falkenberg, l'ont rendu incompréhensible ou même l'ont complètement défiguré.

D. Insertion des bourgeons axillaires et des racines adventives (p. 84): D'après de Bary, les diaphragmes nodaux des Commélinées sont constitués par la ramification des faisceaux des racines adventives. Falkenberg, cependant, avait montré que les diaphragmes des Graminées ne sont pas en relation avec les racines. M. Mangin a admis la présence d'un « réseau radicifère » indépendant du diaphragme.

Selon moi, le diaphragme nodal du *T. virginica* et du *T. fluminensis* est constitué de deux éléments :

1° L'insertion du bourgeon axillaire comprenant deux ceintures gem-

Digitized by Google

maires réunies par quelques branches rayonnantes plus ou moins ramifiées (fig. 122, 132, 135, 137 et 139);

2° L'insertion des racines adventives sur la ceinture gemmaire externe et sur les faisceaux anastomotiques externes (fig. 137, 138).

De ces deux éléments constitutifs, le premier est seul constant; le second manque dans la partie aérienne des tiges.

E. Type Commélinées (p. 88) : Compris comme il résulte des recherches exposées dans ce mémoire, le parcours des faisceaux dans la tige des Commélinées se rattache intimement au parcours normal des Monocotylées. Il diffère cependant de celui des Palmiers en ce que les foliaires se partagent nettement en deux groupes : les foliaires internes ne retournant pas à la périphérie s'unissent sympodiquement et forment ainsi les anastomotiques internes; tandis que les foliaires externes revenant à la périphérie s'unissent sympodiquement en anastomotiques externes. Il y a donc des anastomotiques en dedans et des anastomotiques en dehors d'une trace foliaire étoilée (schéma fig. 129 et 130).

ANNEXE (p. 91).

Les recherches de Falkenberg et de de Bary ayant porté uniquement sur des *Tradescantia* à tige rampante, j'ai repris l'examen du *T. fluminensis* au point de vue du nombre et du parcours des faisceaux, ainsi qu'au point de vue de l'insertion des bourgeons axillaires et des racines adventives (pl. XI et XII). Cette étude a pleinement confirmé les conclusions tirées de celle du *T. virginica*.

§ 3. — Histologie.

I. — *Portions aériennes* (p. 99).

1. *Faisceaux :* Les foliaires et les anastomotiques internes contiennent une lacune ligneuse plus ou moins large, les trachées et les vaisseaux étant complètement ou partiellement détruits (fig. 149 et 150). Des thylles peuvent envahir cette lacune et servir à la cicatrisation des parties persistantes

Digitized by Google

(fig. 154 et 155). Les anastomotiques externes ne renferment qu'exceptionnellement une très petite lacune (fig. 157).

2. *Système fondamental :* Il comprend deux régions : une région interfasciculaire (parenchyme et gaine de sclérenchyme périphérique); une région corticale (phlœoterme peu différencié et sans plissements, parenchyme en partie chlorophyllien, collenchyme en massifs hypodermiques) (fig. 160, 161 et 162).

3. *Épiderme :* Glabre, pour le reste semblable à celui des feuilles.

II. — *Portions souterraines* (p. 104).

Elles diffèrent des précédentes par l'absence complète de lacunes ligneuses et de gaine de sclérenchyme, par le recloisonnement tangentiel centripète de la partie profonde du parenchyme cortical, par la présence d'arcs endodermiques au dos de chaque faisceau du cercle externe, enfin par une couche subéreuse qui a décortiqué une partie du parenchyme cortical et l'épiderme (fig. 167 à 172).

La « zone intermédiaire » de Guillaud, l'« endoderme discontinu » de M. Mangin, le « péricycle » de M. Morot et le « phlœoterme » de M. Strasburger ont fait l'objet de remarques critiques.

§ 4. — Histogenèse (p. 110).

Le sommet végétatif d'une tige primaire coupé longitudinalement (fig. 176 et 177) montre quatre histogènes composés chacun d'une cellule initiale et d'un certain nombre de cellules jeunes dérivées de l'initiale. Le premier histogène ou dermatogène engendre l'épiderme des feuilles et de la tige. Le deuxième donne naissance au mésophylle interne et au mésophylle externe des feuilles ainsi qu'à la zone corticale de la tige. Le troisième est générateur du mésophylle moyen et des nervures des feuilles, en même temps que d'une partie des faisceaux et du tissu fondamental de la tige. Le quatrième enfin n'intervient pas dans la formation des feuilles, mais complète la partie centrale de la tige.

Digitized by Google

Des coupes transversales successives renseignent sur la structure du méristème, sur l'ordre d'apparition des faisceaux procambiaux, sur la différenciation libéro-ligneuse, sur l'existence d'une zone cambiale éphémère dans chaque faisceau (fig. 187, 188) et enfin sur la différenciation du système fondamental (voir pp. 111 et suivantes).

L'étude d'une tige principale à l'état de bourgeon confirme pleinement celle de la tige primaire (fig. 191 et 193).

Les questions relatives à l'histogenèse nous ont fourni l'occasion de développer, au point de vue historique, des considérations générales sur le méristème et le périméristème, sur les histogènes et les cellules initiales, sur l'apparition et la différenciation des faisceaux, sur la différenciation des tissus du système fondamental. Ces sujets complexes ne peuvent être résumés ici (voir pp. 116 et suivantes).

§ 5. — Cellules a raphides et a mucilage (p. 129).

Toutes les parties de la plante contiennent un mucilage qui s'échappe par les blessures à la façon du latex. Ce mucilage est renfermé, avec des raphides, dans des cellules spéciales superposées en files longitudinales. Au moment de leur différenciation, ces cellules sont identiques dans tous les organes et mesurent $0^{mm},045$ de longueur. Elles ne se recloisonnent pas, de sorte que, à l'état adulte, leur longueur dépend de l'accroissement intercalaire des tissus environnants. Ces cellules se forment successivement; les plus anciennes peuvent fournir des indications précises sur l'intensité de l'accroissement intercalaire des diverses portions des organes. Le tableau de la page 131 et les figures 247 à 255 sont très instructifs à cet égard.

Les cellules à raphides et à mucilage ne se fusionnent pas pour former des « vaisseaux utriculeux », comme Hanstein l'a décrit. La perforation des cloisons transversales se produit seulement lorsqu'on détache sans précaution une portion de la plante. Cette destruction est le résultat de la tension intérieure du contenu; on peut l'éviter par le moyen de certaines précautions indiquées dans ce travail.

Digitized by Google

§ 6. — Observations physiologiques.

I. — *Rôle de la lacune ligneuse* (p. 136).

La lacune qui se forme à la place du bois dans certains faisceaux fonctionne comme un vaisseau. La démonstration en a été faite par de nombreuses expériences exécutées sur plusieurs Commélinées et en même temps sur diverses plantes aquatiques ou terrestres. Cinq séries d'expériences ont été instituées au moyen de procédés différents (p. 137).

Les lacunes ligneuses chez les Commélinées sont en tout comparables à celles connues dans beaucoup d'espèces aquatiques et marécageuses. Les idées les plus contradictoires ont été émises sur le contenu et la fonction de ces lacunes. Mes résultats confirment pleinement ceux obtenus par M. Hochreutiner dans les plantes aquatiques.

II. — *Fonction aquifère du parenchyme interfasciculaire* (p. 146).

Les cellules du parenchyme interfasciculaire sont susceptibles de s'affaisser et les méats aérifères de s'agrandir considérablement (fig. 166 comparée à 165). Ces déformations se produisent lorsque, l'absorption par les racines étant supprimée ou beaucoup ralentie, la transpiration continue à s'effectuer. Le parenchyme interfasciculaire des tiges contient donc une réserve d'eau efficace. Le *T. virginica* manifeste d'ailleurs une endurance de beaucoup supérieure à celle d'un grand nombre d'espèces herbacées ou arborescentes prises comme terme de comparaison.

III. — *Effet utile du mucilage* (p. 148).

L'émission du mucilage se produit encore lorsque la tige a perdu près de 50 % de l'eau qu'elle contenait. En outre, la rigidité des entrenœuds intacts est de beaucoup supérieure à celle des mêmes entrenœuds après l'écoulement du mucilage. On peut donc attribuer à la tension de ce mucilage une part d'autant plus importante dans la rigidité des entrenœuds que cette tension n'est pas, comme celle du parenchyme interfasciculaire, notablement diminuée par la transpiration.

Digitized by Google

CHAPITRE IV : LES FEUILLES.

§ 1. — Caractères extérieurs (p. 150).

On peut distinguer quatre catégories de feuilles : la préfeuille, les feuilles de la région souterraine, les feuilles aériennes et les deux bractées foliiformes.

§ 2. — Parcours des faisceaux (p. 151).

Les faisceaux d'une même feuille se distinguent principalement les uns des autres par leur position, leur grosseur et le moment de leur apparition. On reconnaît ainsi de chaque côté d'un médian, un à trois intermédiaires, un latéral et un à treize marginaux d'ordres différents. Dans les limbes les plus larges, le nombre des faisceaux s'élève à trente-cinq. Toutefois le nombre de ceux qui passent de la feuille dans la tige ne s'élève jamais à plus de vingt et un ; il est généralement moindre et se réduit parfois à six.

Aucune limite anatomique ne sépare la gaine du limbe. Les nervures, parallèles depuis la base jusqu'au sommet, sont réunies de distance en distance par des anastomoses grêles ; elles se terminent en se rapprochant et en s'unissant dans un ordre déterminé, conformément aux figures 198 et 199. Cependant, dans les préfeuilles et les feuilles réduites à leur gaine, les nervures se terminent en pointe libre (fig. 201 et 202), ce qui provient sans doute de l'arrêt de développement qui a frappé le limbe.

§ 3. — Histogenèse (p. 153).

Dans sa jeunesse, la feuille se compose de deux épidermes et d'un mésophylle constitué par trois assises cellulaires (fig. 215). L'assise moyenne du mésophylle ne se recloisonne que pour donner naissance, de distance en distance, aux faisceaux des nervures. Les deux autres assises, au contraire, se recloisonnent en direction centrifuge, de façon à donner au mésophylle tout entier l'épaisseur de sept à neuf assises cellulaires (fig. 218).

Digitized by Google

Les deux épidermes de la feuille proviennent d'un premier histogène superficiel; le mésophylle interne et le mésophylle externe dérivent d'un deuxième histogène recourbé autour du mésophylle moyen, qui représente le troisième histogène central (fig. 176 et 177).

§ 4. — Histologie (p. 155).

Une feuille des plus amples de la portion aérienne des tiges primaires a été choisie comme exemple.

1. *Le limbe :* L'ensemble est représenté par la figure 221, un faisceau par les figures 222 et 223. Les cellules aquifères appartiennent au mésophylle interne; elles forment, entre les nervures, des massifs hypodermiques plus ou moins volumineux (fig. 223 et 224). Le parenchyme chlorophyllien comprend le mésophylle externe, le mésophylle moyen et ce qui reste du mésophylle interne. Les cellules de ce parenchyme laissent entre elles des méats non seulement aux angles, mais encore le long de leurs cloisons (fig. 225, 226 et 227). Les deux épidermes sont aquifères et munis de ponctuations sur les cloisons latérales. Ces ponctuations assurent la continuité protoplasmique, comme on peut le démontrer par le procédé de Gardiner convenablement modifié (fig. 241).

Les stomates sont entourés de quatre cellules annexes; à la face interne, ils sont situés à droite et à gauche des fortes nervures et juste au-dessus des petites (fig. 221 et 228); à la face externe, ils sont éparpillés dans les intervalles compris entre les nervures et jamais devant elles (fig. 221 et 229).

Les poils, formés de trois ou quatre cellules, sont de deux sortes et plus ou moins nombreux (fig. 234 à 239).

2. *La gaine :* Le mésophylle est à peu près homogène; pas de cellules aquifères; stomates nuls à la face interne, peu nombreux à la face externe.

Préfeuilles (p. 159) : Il faut distinguer :

1. *La préfeuille des tiges primaires :* A l'état jeune, sa forme est celle d'une gaine conique, ouverte par une fente étroite et courte (fig. 203). Elle ne possède, le plus souvent, que deux faisceaux, un dans chaque carène;

Digitized by Google

ce sont : un médian et un latéral, ce dernier dévié et rejeté à l'opposé du médian par la pression de la tige mère (fig. 204 et 205). Lorsque la préfeuille contient trois faisceaux, on retrouve l'autre faisceau latéral à sa place habituelle (fig. 206 et 207).

2. *La préfeuille des tiges secondaires :* Elle est toujours plus développée et atteint une longueur de 11 à 25 millimètres. Sa nervation dépend de ses dimensions dans le sens transversal et comprend de un à sept faisceaux (fig. 204 à 208).

Dans la portion comprise entre le rameau et la tige mère, le mésophylle est réduit à une seule assise cellulaire qui parfois manque complètement (fig. 212 et 213).

§ 5. — Continuité protoplasmique des cellules épidermiques (p. 162).

Elle a été démontrée par un procédé analogue à celui imaginé par M. Gardiner (fig. 240 et 241).

§ 6. — Historique (p. 164).

Les observations faites par divers auteurs sur l'organogénie des feuilles, sur leur histogenèse et leur histologie, dans les Commélinées ainsi que dans d'autres familles monocotylées, ont fait l'objet de remarques critiques et de considérations d'une portée générale.

§ 7. — Observations physiologiques sur l'épiderme et l'hypoderme des feuilles.

I. — *Fonction aquifère* (p. 173).

Des procédés techniques convenables permettent de mesurer le volume des cellules épidermiques et hypodermiques lorsqu'une feuille est légèrement fanée, puis lorsqu'elle a repris sa turgescence, ou bien, au contraire, lorsqu'elle est morte par suite d'une déperdition d'eau exagérée (fig. 242, 243 et 244). Dans la première préparation, on constate une collabescence très prononcée (fig. 245); dans la seconde, un retour presque complet à leur forme normale (fig. 246); dans la troisième, une déformation complète

Digitized by Google

et persistante des éléments aquifères. Les cellules à chlorophylle bénéficient de l'eau abandonnée par l'épiderme et l'hypoderme, car leur volume demeure à peu près invariable jusque vers la fin de l'expérience. La réserve transpiratoire si importante des feuilles est non moins efficace que celle des tiges. Ces faits ont été comparés à ceux étudiés par Vesque, au moyen d'une autre méthode, dans beaucoup de plantes terrestres, notamment dans le *T. zebrina* (p. 175).

II. — *Turgescence des cellules* (p. 177).

Les phénomènes de déturgescence et de plasmolyse ont été étudiés par trois méthodes exposées page 177.

1. *Cellules épidermiques :* Le degré de concentration des solutions salines nécessaire pour provoquer la plasmolyse est d'autant moins élevé que les cellules sont plus âgées. A l'état adulte, 2 % de KNO^3 suffit. La plasmolyse est toujours normale, mais se manifeste sous divers aspects (fig. 263 à 266). Les fils protoplasmiques si fins qui rattachent d'ordinaire la masse plasmolysée à la membrane, aboutissent aux ponctuations et résultent de la continuité du protoplasme à travers ces ponctuations. Les substances très avides d'eau provoquent une déturgescence brusque et complète, sans plasmolyse (fig. 267).

2. *Cellules hypodermiques aquifères :* Elles se comportent comme les cellules épidermiques.

3. *Cellules à chlorophylle :* Elles possèdent une turgescence beaucoup plus forte que les précédentes et ne sont pas collabescentes.

4. *Cellules stomatiques :* Les variations de la turgescence de ces cellules, bien au-dessous de la limite de plasmolyse, déterminent l'ouverture et la fermeture des stomates.

Dans les conditions normales du fonctionnement des stomates, nous avons déterminé le degré de concentration des solutions salines nécessaire pour provoquer soit l'ouverture, soit la fermeture de la fente. Lorsque la fente s'ouvre, le diamètre longitudinal de l'appareil stomatique tout entier diminue, tandis que le diamètre transversal augmente.

Dans certaines conditions expérimentales, le fonctionnement des stomates

Digitized by Google

est beaucoup amplifié. Un séjour prolongé de la feuille dans l'eau provoque une ouverture exagérée des stomates, la largeur de la fente étant plus que doublée (fig. 275 et 276). Dans une solution de KNO^3 à 3 %, ce résultat est plus rapide (fig. 277). Dans l'air humide, lorsque le mésophylle est pourrissant, les cellules stomatiques encore vivantes se déforment complètement (fig. 278, 279 et 280). Dans ces trois cas, la turgescence des cellules stomatiques atteint une valeur énorme et anormale, tandis que celle des cellules épidermiques s'est amoindrie ou même s'est annulée.

Le tableau de la page 191 résume les particularités principales du fonctionnement des stomates tant à l'état normal que dans les conditions expérimentales extrêmes. Des conséquences intéressantes ont pu en être tirées concernant le rôle des cellules annexes de l'appareil stomatique.

CHAPITRE V : ORGANOTAXIE.

§ 1. — Phyllotaxie anatomique (p. 195).

Les feuilles quoique distiques ne sont pas régulièrement disposées suivant deux orthostiques opposées l'une à l'autre : elles sont toutes plus ou moins rejetées d'un même côté dès le moment de leur formation. La déviation est maxima dans la région inférieure des tiges primaires où la valeur moyenne des angles de divergence est comprise entre 160 et 165°. Dans la tige rampante du *T. fluminensis,* les feuilles sont déviées du côté de la tige qui est appliqué contre le sol (elles se relèvent par une torsion à la base du limbe), et l'angle de divergence est souvent compris entre 145 et 150°.

La disposition des feuilles semble influencée par des causes mécaniques : l'asymétrie du cotylédon dans le cas des tiges principales, la pression du bourgeon contre la tige mère dans le cas des tiges primaires et des tiges secondaires.

D'autre part, la disposition des feuilles détermine une structure dorsiventrale dans la tige. Cette dorsiventralité est surtout marquée dans la région inférieure des tiges primaires du *T. virginica* et mieux encore dans toute l'étendue des tiges rampantes du *T. fluminensis.*

Digitized by Google

§ 2. — Bourgeons axillaires (p. 199).

Les uns se développent immédiatement en tiges secondaires, d'autres s'atrophient, d'autres enfin restent latents jusqu'à l'année suivante et produisent des tiges primaires de remplacement. Quelques bourgeons tertiaires se développent à la fin de la première saison et semblent pouvoir parfois jouer le role d'organes de propagation.

Certains bourgeons portent leur préfeuille à droite du plan médian de la feuille aisselliére ; d'autres portent leur préfeuille à gauche de ce plan. Le long d'une tige mère, ces deux sortes de bourgeons se suivent ordinairement en alternant. Les bourgeons de générations différentes, c'est-à-dire insérés les uns sur les autres, obéissent toujours à une règle d'alternance (fig. 288). Par suite, l'agencement des axes de divers ordres affecte une disposition sensiblement rectangulaire (fig. 289).

CHAPITRE VI : LES INFLORESCENCES.

I. La hampe (p. 204) est constituée par un dernier entrenœud toujours plus grêle et souvent plus long que les autres. On y trouve deux traces foliaires, l'une complète, l'autre généralement presque complète : trois exemples, figures 290 à 292.

II. Les bractées (p. 205) sont foliiformes et diffèrent peu des autres feuilles aériennes.

III. Les cymes (p. 206), au nombre de deux (une dans l'aisselle de chaque bractée), constituent l'inflorescence : il n'y a pas de prime-fleur, bien que l'ordre d'épanouissement des fleurs puisse faire supposer, à tort, l'existence d'une fleur terminale. Chaque cyme forme un très court sympode avec des fleurs sur deux rangées et des bractéoles sur deux autres rangs (fig. 293).

Chaque fleur représente un bourgeon de génération différente, dont l'axe, c'est-à-dire le pédoncule, porte une préfeuille à l'état de bractéole. La règle

Digitized by Google

d'alternance qui régit l'agencement des bourgeons végétatifs, régit également l'arrangement des bourgeons floraux.

Il y a quatre catégories d'inflorescences caractérisées par la disposition des deux premiers bourgeons dont les préfeuilles peuvent être dextres ou senestres (fig. 297 à 300).

IV. Les bractéoles (p. 208), dont l'insertion est toujours comprise entre l'axe mère et l'axe nouveau, renferment de un à quatre faisceaux. Elles sont généralement peu développées et quelques auteurs ne les ont pas signalées (fig. 301).

V. Des anomalies (p. 209) diverses se présentent assez souvent : elles se réduisent à l'existence de trois bractées et de trois cymes au lieu de deux, à l'atrophie de l'une des bractées et au remplacement d'une cyme par une pousse feuillée.

Au point de vue historique, il existe d'assez grandes divergences d'opinions relativement à l'interprétation des inflorescences définies et à la nomenclature générale des axes florifères.

CHAPITRE VII : LES RACINES.

§ 1. — Caractères extérieurs (p. 213).

La racine principale prend peu de développement ; les racines adventives persistent plusieurs années et fonctionnent comme organes d'absorption, puis comme organes de dépôt; les radicelles sont grêles et de courte durée.

§ 2. — Histologie (p. 214).

Le *faisceau* renferme ordinairement six pôles, parfois de quatre à huit, dans les racines adventives (fig. 304); toujours trois pôles dans la racine principale (fig. 313); de quatre à deux seulement dans les radicelles (fig. 314 à 317). Ces nombres dépendent du diamètre des faisceaux. Dans les radicelles les plus grêles, le péricycle est interrompu en face de l'un des pôles ligneux, ou même en face des deux (fig. 316 et 317).

Digitized by Google

Le *parenchyme cortical* comprend un endoderme, une zone interne, une zone externe, une assise sous-pilifère (celle-ci à cloisons radiales plissées comme dans l'endoderme) et enfin une assise pilifère (fig. 306 à 309). Des blessures déjà anciennes offrent des exemples bien nets de cicatrisation (fig. 312).

Le noyau des cellules du parenchyme cortical est parfois fragmenté; le protoplasme contient des leucoplastes amylogènes (fig. 326); la membrane est cellulosique et ponctuée (fig. 329 et 330). La turgescence ici est notablement supérieure à celle des cellules épidermiques; la plasmolyse y présente à peu près les mêmes caractères (fig. 327 et 328); il y a également continuité protoplasmique (fig. 331).

§ 3. — Histogenèse (p. 220).

Le sommet végétatif des racines possède toujours trois histogènes. Celui du parenchyme cortical contient quatre initiales dans les racines adventives et dans la racine principale (deux seulement sont visibles sur les coupes radiales, fig. 319, 321 et 323); ce même histogène ne contient qu'une initiale dans les radicelles (fig. 325). Quant aux cellules-segments non encore divisées autour des initiales, il n'en existe que dans les racines adventives (fig. 319 et 321).

Un lien génétique semble exister entre l'assise sous-pilifère et l'assise pilifère, bien que le nombre des cellules de la première de ces assises soit moins grand que celui des cellules de la seconde (fig. 310 et 311).

Au point de vue historique, quelques remarques ont été faites sur la nomenclature et l'origine des tissus de la racine. La structure comparée des sommets végétatifs est particulièrement féconde en enseignements.

Digitized by Google

CONCLUSIONS.

Les principaux résultats des recherches consignées dans ce mémoire sont les suivants :

1. L'étude du développement du spermoderme a permis de reconnaître la structure si bizarre de l'épiderme interne de la primine : membranes et contenus cellulaires imprégnés de silice; groupes de cellules réticulées et sclérifiées produites au sein du tissu fondamental de la primine par la prolifération de certains éléments de ce même épiderme interne. Celui-ci offre, en outre, un exemple remarquable de fragmentation du noyau (pp. 9 à 17).

2. L'étude de l'albumen a montré l'existence de cellules à contenu protéique et de cellules à contenu amylacé. Ces dernières sont limitées par des cloisons non cellulosiques très difficilement perceptibles (pp. 18 à 20).

3. Dans l'embryon, le sommet végétatif de la racine principale est formé de trois histogènes et non pas de deux, comme quelques auteurs l'ont pensé. La gaine radiculaire est réduite à l'épiderme. Les ressemblances avec l'embryon des Graminées ne sont nullement établies (pp. 21 à 24).

4. L'hypocotyle considéré à tous les stades du développement des plantules possède une structure très spéciale qui n'avait pas encore été élucidée. Pour le *Tradescantia virginica,* comme pour l'*Urtica dioïca,* il faut rejeter la théorie du passage et de la torsion de 180° des éléments ligneux. Tout s'explique très simplement par une série de contacts entre le faisceau de la racine, les faisceaux cotylédonaires et ceux de la feuille [1]. Dans l'hypocotyle de diverses Commélinées, on retrouve le même type d'organisation, qui semble être caractéristique de la famille (pp. 25 à 37, 40 et 41).

Digitized by Google

5. La portion qui a été nommée « gaine supérieure », dans le cotylédon des Commélinées, ne constitue pas réellement une région distincte. Le suçoir occupe le sommet organique du cotylédon : il ne représente pas une sorte d'excroissance dorsale (pp. 38 à 43).

6. Les graines présentent plusieurs phénomènes physiologiques curieux : résistance à la putréfaction, irrégularité dans la germination, rôle de l'opercule micropylaire, développement des plantules dans l'eau (pp. 44 à 55).

7. Pendant la germination, le cotylédon se courbe soit à droite, soit à gauche du plan de symétrie de l'embryon. Cette courbure, indépendante des forces extérieures, résulte de causes internes, et le sens suivant lequel elle s'opère est déterminé d'avance. Le nombre des plantules à cotylédon courbé à droite est sensiblement égal à celui des plantules à cotylédon courbé à gauche. Ce phénomène semble se rattacher à un autre, plus général, qui n'a guère attiré l'attention jusqu'ici : l'existence, dans une même espèce, d'individus symétriques les uns des autres comme les cristaux d'acide tartrique droit par rapport aux cristaux d'acide tartrique gauche (pp. 56 à 60).

8. Les faisceaux de la tige, comme ceux de la feuille, appartiennent à diverses catégories qu'on peut nettement définir et noter d'une façon rationnelle (pp. 63 à 65, 75 à 77, 151, 170 et 171).

9. Quel que soit le nombre des faisceaux contenus dans un segment de tige, le parcours de ces faisceaux appartient à un même type qui, dès maintenant, semble commun à toutes les Commélinées. Ce « type » peut être réalisé par divers « modèles » définis par le nombre des faisceaux de la trace foliaire (pp. 61 à 75).

10. Tous les auteurs, sauf Guillaud, ont admis que les faisceaux foliaires se comportent tous de la même manière dans leur parcours à l'intérieur de la tige. C'est une erreur. Les foliaires internes seuls restent dans la région centrale de la tige et s'unissent pour former les anastomotiques internes. Les foliaires externes, au contraire, font retour à la périphérie et s'unissent pour constituer les anastomotiques externes (pp. 75 à 84, etc.).

Digitized by Google

11. Les faisceaux considérés comme « propres à la tige » par les auteurs allemands sont formés par l'union des extrémités inférieures des faisceaux foliaires externes : ce sont réellement des anastomotiques externes, comme le démontre le parcours dans la tige adulte et surtout dans le sommet végétatif étudié par des coupes transversales successives (pp. 66, 71, 75, etc.).

12. Ce qui donne à la section transversale d'un entrenœud caulinaire, chez les Commélinées, son aspect spécial, c'est la trace foliaire étoilée et la disposition des anastomotiques, les uns à l'extérieur, les autres à l'intérieur de cette trace (p. 88).

13. Le diaphragme nodal n'est pas formé par la ramification des faisceaux des racines adventives, comme de Bary l'a pensé. Il est constitué essentiellement par le « réseau gemmaire », c'est-à-dire par les faisceaux qui se rendent dans le bourgeon axillaire. Ce réseau comprend une ceinture gemmaire interne et une ceinture gemmaire externe, reliées l'une à l'autre par des branches rayonnantes plus ou moins nombreuses et plus ou moins ramifiées. Ce genre d'insertion d'un bourgeon n'a jamais été signalé (pp. 84 et 86).

14. M. Mangin a fait une part trop large au « réseau radicifère en forme d'anneau entourant le corps central de la tige ». Cet anneau appartient à la ceinture gemmaire externe. L'insertion des racines ne comprend réellement que de courtes trachées, disposées en éventail, qui aboutissent en partie aux faisceaux anastomotiques externes et en partie à la ceinture gemmaire externe (pp. 85 et 87).

15. La structure des tiges de Commélinées ne constitue pas un type complètement isolé. Quoique nettement défini, ce type se relie d'une façon naturelle au type des autres Monocotylées. Les modifications qui caractérisent les Commélinées sont : faisceaux foliaires de deux sortes (internes et externes); trajet assez court de ces faisceaux (ordinairement un ou deux entrenœuds); faisceaux anastomotiques de deux sortes également (les internes en rapport avec les foliaires internes, les externes en rapport avec les foliaires externes) (pp. 88 à 90).

Digitized by Google

16. Certaines espèces de *Potamogeton*, rattachées par de Bary au type Commélinées, n'ont rien de commun avec ce type. D'autre part, les ressemblances qu'on a cru observer dans le parcours des faisceaux, chez les Commélinées et les Pipéracées, ne sont nullement démontrées (pp. 82 et 90).

17. Le *T. fluminensis*, étudié par de Bary sous le nom de *T. albiflora*, a été soumis à un examen plus approfondi au point de vue du parcours des faisceaux, ainsi qu'à celui de l'insertion des bourgeons et des racines adventives. Les résultats nouveaux ont pleinement confirmé ceux obtenus dans le *T. virginica* (pp. 91 à 98).

18. Dans les parties persistantes des tiges, au niveau du sol, une formation analogue à celle des thylles a été observée pour la première fois à l'intérieur des lacunes ligneuses (pp. 100).

19. A l'exemple de M. Mangin, il faut rejeter la « zone intermédiaire » de Guillaud, qui, sous ce nom, a réuni à tort une partie de la région corticale et une partie de la région interfasciculaire (pp. 106 et 107).

20. Dans l'intervalle entre les faisceaux du cercle externe, il est impossible d'assigner une limite, vers l'intérieur, au péricycle de MM. Van Tieghem et Morot. Au contraire, la division du système fondamental en deux régions, l'une corticale, l'autre interfasciculaire, repose sur un ensemble de caractères histologiques confirmés par l'origine distincte de ces deux régions, comme l'histogenèse l'a démontré. Il y a donc lieu d'admettre l'expression « phlœoterme », créée par M. Strasburger, et de restreindre, comme cet auteur le propose, la signification du mot endoderme (pp. 108 et 109).

21. Le sommet végétatif d'une tige quelconque de *T. virginica* contient quatre histogènes dont le rôle, au point de vue de la formation de la tige et des feuilles, a pu être nettement précisé. Il est impossible de reconnaître une cellule initiale unique pour le cylindre central, ainsi que M. Douliot l'a décrit pour le *T. Martensii* (pp. 110 à 120).

22. L'activité génératrice du méristème s'éteint de bonne heure, et à aucun stade on ne peut la trouver localisée dans un anneau périphérique qui mériterait le nom d' « anneau d'accroissement » ou de « périméristème ».

Digitized by Google

Par contre, chaque faisceau contient, au moment de la différenciation libéro-ligneuse, une zone cambiale très nette, mais qui ne tarde pas à disparaître sans laisser de trace à l'état adulte. Ce fait semble avoir une signification importante comme caractère phyllétique chez les Monocotylées (pp. 113, 120 à 128).

23. Les cellules à raphides et à mucilage ne sont pas fusionnées, comme Hanstein l'a décrit sous le nom de « vaisseaux utriculeux ». Elles sont ordinairement longues et toujours closes, comme MM. Gerard et Van Tieghem l'ont reconnu. Les cloisons transversales se déchirent facilement, non sous l'influence de l'eau absorbée dans la préparation, comme on l'a dit, mais par l'effet de la tension propre du mucilage dès que le sectionnement d'un organe a supprimé la résistance d'un côté (pp. 129 et 134).

24. Connaître la longueur des cellules à raphides et à mucilage dans toute la plante, c'est connaître toutes les particularités de la croissance intercalaire dans chacun des organes et dans chacune de leurs parties. C'est ainsi qu'on peut démontrer que l'accroissement intercalaire dans les entrenœuds aériens est extrêmement intense, qu'il est notablement plus fort dans les racines que dans le rhizome, que l'accroissement relatif de la gaine comparé à celui du limbe est variable selon qu'on envisage les feuilles inférieures ou les feuilles supérieures, etc. La longueur des cellules à raphides et à mucilage permet de déterminer, pour chaque région d'un organe, un coefficient d'accroissement intercalaire d'une très grande précision (p. 131).

25. Les plus grandes divergences d'opinion règnent encore au sujet du contenu et de la fonction des lacunes ligneuses chez les Commélinées. Confirmant les expériences de M. Hochreutiner sur les plantes aquatiques, j'ai prouvé que ces lacunes sont des conducteurs d'eau et des réservoirs d'eau, exactement comme Vesque l'a démontré pour les vaisseaux. La destruction des trachées et la formation d'une lacune constituent un phénomène comparable au remplacement physiologique d'un organe par un autre (pp. 136 à 146).

26. L'affaissement des cellules du parenchyme interfasciculaire des tiges privées d'eau et l'agrandissement considérable des méats aérifères qui en

Digitized by Google

résulte, permettent d'attribuer à ce parenchyme une fonction aquifère régulatrice. Le caractère xérophile du *T. virginica* est tellement prononcé que ses tiges feuillées résistent plus de dix jours, dans des conditions expérimentales qui amènent la mort de beaucoup d'autres espèces dans un laps de temps compris entre un et quatre jours (pp. 146 à 148).

27. La tension du mucilage à l'intérieur de la plante semble concourir, dans une large mesure, à donner aux entrenœuds la rigidité qu'ils possèdent. Contrairement à celle du parenchyme interfasciculaire, la tension des cellules à mucilage ne paraît guère diminuer lorsque l'absorption de l'eau par les racines est insuffisante (pp. 148 et 149).

28. Des considérations générales sur le développement des feuilles chez les plantes vasculaires conduisent à admettre que le type primordial de leur accroissement est « basifuge » comme celui de la tige. Le type « basipète » proviendrait de ce que les jeunes feuilles étant pressées les unes contre les autres au sommet végétatif, leur croissance et leur différenciation peuvent s'effectuer dans leur région terminale, tandis qu'elles sont retardées dans leur région basale. On peut admettre aussi un type « mixte », mais il est inutile de distinguer un quatrième type, qualifié de « parallèle » par Trécul (p. 164 à 166).

29. La coupe longitudinale d'une feuille naissante montre trois histogènes superposés : le premier, superficiel, produit les deux épidermes; le deuxième, recourbé, engendre le mésophylle interne et le mésophylle externe; le troisième, central, donne naissance au mésophylle moyen et aux nervures. Ces trois histogènes de la feuille correspondent aux trois premiers histogènes de la tige. L'assise moyenne du mésophylle, si reconnaissable à l'état jeune, se confond avec le reste du parenchyme chlorophyllien, à l'état adulte (p. 153).

30. Le développement du parenchyme foliaire ne se fait donc pas au moyen d'une zone génératrice située à la face supérieure ou interne de la feuille, comme M. Cave l'a décrit. Les feuilles dégradées ne possèdent peut-être que deux initiales chez quelques plantes aquatiques observées par M. Haberlandt, voire même une seule dans certaines bractées étudiées par M. Warming; mais on ne peut affirmer, avec M. Van Tieghem, que chez les

Digitized by Google

autres Phanérogames le groupe des cellules initiales comprend un certain nombre de cellules épidermiques et un certain nombre de cellules corticales sans intervention du cylindre central. Les résultats obtenus dans le *T. virginica* confirment, au contraire, des vues théoriques émises par M. Strasburger et aussi les observations de M. Douliot sur le *T. Martensii* (pp. 166 à 170).

31. La genèse des cellules annexes de l'appareil stomatique se fait exactement chez le *T. virginica* comme M. Strasburger l'a constaté dans le *T. discolor* et J. Sachs dans le *Commelina communis* (p. 172).

32. Les cloisons latérales des cellules épidermiques des feuilles sont garnies de ponctuations qui livrent passage à de fins prolongements du protoplasme. On peut s'assurer de cette continuité protoplasmique par le procédé de Gardiner convenablement modifié. Le parenchyme cortical des racines présente le même caractère (pp. 162 et 216).

33. Les cellules hypodermiques aquifères du limbe foliaire proviennent d'une différenciation d'une partie du mésophylle interne primitif. M. Pfitzer a reconnu que les deux hypodermes aquifères du *T. discolor* dérivent aussi du tissu fondamental foliaire et non de l'épiderme, comme il l'admet dans le *Begonia manicata* (pp. 153 et 171).

34. L'épiderme et l'hypoderme ont une fonction aquifère importante : l'amplitude de leur collabescence a été mesurée par des procédés techniques nouveaux. Il a été ainsi démontré que, dans les limites de la vitalité de la feuille, le volume des cellules épidermiques peut diminuer de plus des deux tiers, alors que celui des cellules à chlorophylle n'a pas subi de changement appréciable. Le poids de l'eau cédée par l'épiderme interne est de $0^{gr},006$ par centimètre carré de surface foliaire. Par une autre méthode, Vesque a démontré que dans le *T. zebrina*, l'épiderme interne cède $0^{gr},012$ d'eau par centimètre carré, en perdant un tiers seulement de son volume, mais dans cette espèce l'épiderme est beaucoup plus épais que dans le *T. virginica* (pp. 173 à 176).

35. La quantité de substances avides d'eau contenues dans les cellules épidermiques diminue avec l'âge de ces cellules, ou du moins n'augmente

Digitized by Google

pas proportionnellement à leur accroissement. Il n'est pas possible de préciser exactement, par la méthode plasmolytique de H. de Vries, la valeur de la turgescence des cellules épidermiques adultes, parce que le phénomène de plasmolyse est précédé d'une déturgescence considérable. On peut, en effet, au moyen des solutions salines, réduire de près de moitié le volume de ces cellules sans provoquer leur plasmolyse (pp. 177 à 184 et 189).

36. Des stomates étant fermés dans l'eau, on peut, au moyen de solutions salines convenablement titrées, provoquer l'ouverture, puis la fermeture de ces stomates, dans les conditions normales de leur fonctionnement (p. 186).

37. Dans certaines conditions expérimentales, il est possible d'exagérer beaucoup la turgescence des cellules stomatiques et en même temps de diminuer ou même d'annuler celle des cellules épidermiques. La fente des stomates s'ouvre alors d'une façon exagérée, au point même de se déformer complètement. Ainsi se trouve réalisé un quatrième état qui ne semble pas encore avoir attiré l'attention des physiologistes. A vrai dire, ce n'est vraisemblablement qu'un état pathologique, mais il a permis de tirer, relativement au fonctionnement normal, une conclusion formulée ci-après (pp. 185 à 192).

38. Le rôle des cellules annexes est de former, autour de chaque appareil stomatique, un cadre de résistance constante qui limite l'amplitude de l'augmentation de la courbure des cellules stomatiques. Ce cadre de résistance met la plante à l'abri des conséquences funestes qu'entrainerait une diminution notable de la rigidité de son épiderme aux heures de transpiration activée : il est surtout nécessaire lorsque l'épiderme possède une fonction aquifère très prononcée, ce qui est le cas des Commélinées (pp. 192 à 194).

39. Une étude de la phyllotaxie chez le *T. virginica* et le *T. fluminensis* a montré que les feuilles ne sont qu'imparfaitement distiques parce qu'elles sont toutes plus ou moins rejetées d'un même côté dès le moment de leur formation. Cette déviation semble être le résultat de causes mécaniques telles que la pression du bourgeon contre la tige mère et l'asymétrie du cotylédon (pp. 195 et 197).

Digitized by Google

40. La structure de la région inférieure des tiges du *T. virginica* est nettement dorsiventrale, mais ce caractère tend à s'effacer dans la région supérieure. Il est, au contraire, beaucoup plus accentué et plus constant dans les *Tradescantia* rampants. L'origine de cette dorsiventralité doit être recherchée dans la disposition même des feuilles (p. 196).

41. Il y a lieu de distinguer des bourgeons à préfeuille dextre et des bourgeons à préfeuille senestre. Lorsqu'ils sont de même génération, les bourgeons se suivent en observant ordinairement une règle d'alternance. Lorsqu'ils sont de générations différentes, la règle d'alternance est toujours respectée chez le *T. virginica* (pp. 199 à 202).

42. L'inflorescence est constituée par deux cymes, une dans l'aisselle de chacune des deux bractées foliiformes ; il n'y a pas de prime-fleur. Chaque cyme est formée de bourgeons tous de générations différentes, disposés sympodiquement. Ces bourgeons sont réduits à un pédoncule portant une préfeuille à l'état de bractéole et une fleur. Leur agencement est régi par la même règle d'alternance que les bourgeons végétatifs de générations différentes. Les cymes sont donc unipares et scorpioïdes. Quelques auteurs l'ont reconnu, mais les phytographes ont généralement désigné l'inflorescence des Commélinées sous le nom impropre d'ombelle (pp. 204 à 208).

43. Les inflorescences normales appartiennent à quatre catégories caractérisées par la disposition des deux premiers bourgeons, dont la préfeuille peut être dextre ou senestre. Les inflorescences anomales, malgré leur diversité, confirment pleinement la théorie de l'axillarité des bourgeons, théorie qui, selon J. Sachs, serait cependant contredite par les inflorescences dorsiventrales analogues à celles des Commélinées (p. 209).

44. La cyme unipare ne dérive pas d'une cyme bipare, comme A.-P. de Candolle a cherché à l'expliquer théoriquement. La cyme unipare provient de tiges à feuilles alternes, comme la cyme bipare provient de tiges à feuilles opposées. Les critiques de M. Gœbel, fondées sur la dorsiventralité des inflorescences chez les Boraginées, disparaissent quand on admet que la théorie de la spirale phyllotaxique, créée pour les axes monopodiques, ne

Digitized by Google

peut s'appliquer aux axes sympodiques ni, par conséquent, aux inflorescences des Boraginées ou des Commélinées (pp. 210 à 212).

45. Au point de vue de l'anatomie comparée des racines, l'assise cellulaire située sous la pilifère ne mérite pas d'autre nom que celui d'« assise sous-pilifère ». Bien que le nombre des cellules de cette assise soit sensiblement la moitié de celui des cellules de l'assise pilifère, ces deux tissus semblent avoir une origine commune chez le *Tradescantia,* comme M. Van Tieghem l'a admis dans la première édition de son *Traité* pour les Monocotylées en général (pp. 214, 218 et 225).

46. Le sommet végétatif des racines renferme toujours trois histogènes chez le *T. virginica*. Toutefois le nombre des initiales et des cellules-segments indivises est variable selon le diamètre de ces sommets : ainsi, dans l'histogène du parenchyme cortical, il y a quatre initiales et des segments indivis plus ou moins nombreux dans les racines adventives; il y a quatre initiales et pas de segments indivis dans la racine principale; il y a une seule initiale sans segments indivis dans les radicelles (pp. 220 à 224).

47. Dans les racines à l'état stationnaire, c'est-à-dire au moment de leur première apparition, un lien génétique existe peut-être entre les divers histogènes, comme M. Schwendener l'a soupçonné dans quelques cas. Mais ce fait n'a pas d'importance au point de vue de l'anatomie comparée. Si, dans certaines Papilionacées, l'écorce et le faisceau ne paraissent pas séparés dans le sommet végétatif, il faut admettre, avec M. Flahault, une confusion des initiales et des nombreuses cellules voisines par suite de la grande activité des cloisonnements (pp. 224 et 225).

Digitized by Google

BIBLIOGRAPHIE.

1. Ambronn, H., Ueber die Entwickelungsgeschichte und die mechanischen Eigenschaften des Collenchyms. (*Pringsheim's Jahrbücher f. wissensch. Botanik*, XII, 4, 1881.)

1ᵇ. Andersson, S., Ueber die Entwickelung der primären Gefässbündelstränge der Monokotylen. (*Botan. Centralblatt*, 1889.)

2. Baillon, H., Histoire des plantes, vol. XIII. Paris, 1894.

2ᵇ. Baranetzky, J., Sur le développement des points végétatifs chez les Monocotylédones. (*Ann. sc. nat.*, 8ᵉ série, t. III, 1897.)

3. de Bary, A., Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. Leipzig, 1877.

4. Bertrand, C.-E., Théorie du faisceau. (*Bull. scientif. du département du Nord*, 2ᵉ série, 3ᵉ année, nᵒˢ 2, 3 et 4, 1880.)

5. Idem, Traité de botanique. (*Archives botaniques du Nord de la France*, t. I, 1881.)

6. Idem, Les caractères que l'anatomie peut fournir à la classification des végétaux. (*Bull. Soc. d'hist. nat. d'Autun*, 1891.)

7. Brandza, M., Développement des téguments de la graine. (*Revue générale de botanique*, t. III, nᵒˢ 25 et suiv., 1891.)

8. Braun, A., Dr K. Schimper's Vorträge über die Möglichkeit eines wissenschaftlichen Verständnisses der Blattstellung. (*Flora*, 1835.)

9. Bravais, L. et A., Essai sur la disposition symétrique des inflorescences. (*Ann. sc. nat.*, 2ᵉ série, t. VII et VIII, 1837.)

10. Idem, Essai sur la disposition générale des feuilles rectisériées. (*Ann. sc. nat.*, 2ᵉ série, t. XII, 1839.)

11. de Candolle, A.-P., Organographie végétale. Paris, 1827.

Digitized by Google

12. DE CANDOLLE, C., Théorie de l'angle unique en phyllotaxie. (*Arch. des sc. phys. et nat.* Genève, 1865.)

13. IDEM, Théorie de la feuille. (*Arch. des sc. de la Biblioth. univ.* Genève, 1868.)

14. IDEM, Considérations sur l'étude de la phyllotaxie. Genève, 1881.

15. IDEM, Nouvelles considérations sur la phyllotaxie. (*Arch. des sc. phys. et nat.*, III, t. XXXIII. Genève, 1895.)

16. CARIO, R., Anatomische Untersuchung von *Tristicha hypnoïdes* Spreng. (*Bot. Zeitung*, 1881.)

17. CASPARY, R., Bemerkungen über die Schutzscheide und die Bildung des Stammes und der Wurzel. (*Pringsheim's Jahrbücher für wissensch. Botanik*, Bd. IV, H. 1, 1864.)

18. CAVE, Sur la zone génératrice des appendices chez les végétaux monocotylédones. (*Comptes rendus Acad. Paris*, t. LXXI 1870.)

19. CHODAT, R., et BALICKA-IWANOWSKA, G., La feuille des Iridées, essai d'anatomie systématique. (*Journal de botanique*, vol. VI, 1892.)

20. CLARKE, B., On the Embryos of Endogens and their Germination. (*Transactions of the Linnean Society*, vol. XXII, 1859.)

21. CLARKE, C.-B., Commelinaceae. (*Monographiae phanerogamarum Prodromi A. et C. de Candolle*, vol. III, p. 113. Parisiis, 1881.)

22. CLOS, D., Des éléments morphologiques de la feuille chez les Monocotylées. (*Mém. Acad. sc., etc., de Toulouse*, 1875.)

23. COSSON, E., Note sur la stipule et la préfeuille dans le genre *Potamogeton*. (*Bull. Soc. bot. de France*, t. VII, 1860.)

24. DANGEARD, P.-A., Recherches sur le mode d'union de la tige et de la racine chez les Dicotylédones. (*Le Botaniste*, 1re série, 1889.)

25. DARWIN, CH., La faculté motrice dans les plantes. Traduction française. Paris, 1882.

26. DEBRAY, F., Étude comparative des caractères anatomiques et du parcours des faisceaux fibro-vasculaires des Pipéracées. Paris, 1886.

27. IDEM, Recherches sur la structure et le développement du thalle des *Chylocladia*, *Champia* et *Lomentaria*. (*Bull. scientif. du département du Nord*, t. XVII et XXII, 1886 et 1890.)

28. DELPINO, F., Teoria generale della fillotassi. (*Atti d. r. Universita di Genova*, vol. IV, parte II, 1883.)

Digitized by Google

29. Desfontaines, R.-L., Mémoire sur l'organisation des Monocotylédons, ou plantes à une feuille séminale. (*Mém. de l'Institut*, 1798.)

30. Devaux, H., Du mécanisme des échanges gazeux chez les plantes aquatiques submergées. (*Ann. sc. nat.*, 7e série, t. IX, 1889.)

31. De Wildeman, E., Études sur l'attache des cloisons cellulaires. (*Mém. couronnés et mém. des savants étrangers de l'Acad. roy. des sciences, etc., de Belgique*, t. LIII, 1893.)

32. Dodel, A., Der Uebergang des Dicotyledonen-Stengels in die Pfahl-Wurzel. (*Pringsheim's Jahrb. f. wissensch. Botanik*, Bd. VIII, H. 2, 1871.)

33. Douliot, H., Recherches sur la croissance terminale de la tige des Phanérogames. (*Ann. sc. nat.*, 7e série, t. XI, 1890.)

34. Idem, Recherches sur la croissance terminale de la tige et de la feuille chez les Graminées. (*Ann. sc. nat.*, 7e série, t. XIII, 1891.)

35. Drude, O., Die Morphologie der Phanerogamen. (*Schenk's Handbuch der Botanik*, Bd. I, 1880.)

36. Dutailly, Observations organogéniques sur les inflorescences unilatérales des Légumineuses. (*Assoc. pour l'avancement des sciences*; Congrès de Clermont-Ferrand, 1876.)

37. Dutrochet, Recherches sur l'accroissement et la reproduction des végétaux. (*Mém. du Museum*, t. VII, 1821.)

38. Idem, Mémoires pour servir à l'histoire anatomique et physiologique des végétaux et des animaux. Bruxelles, 1837.

39. Duval-Jouve, J., Étude anatomique de quelques graminées et en particulier des *Agropyrum* de l'Hérault. Paris, 1870.

40. Idem, Étude histotaxique des *Cyperus* de France. Paris, 1874.

41. Idem, Histotaxie des feuilles de Graminées. (*Ann. sc. nat.*, 6e série, t. I, 1875, et *Bull. Soc. bot. de France*, t. XXII, 1875.)

42. Idem, Étude histotaxique de ce qu'on appelle les cladodes des *Ruscus*.

43. Ebeling, M., Die Saugorgane bei der Keimung endospermhaltiger Samen. (*Flora*, 1885.)

44. Eichler, A.-W., Zur Entwickelungsgeschichte des Blattes. Marburg, 1861.

45. Eriksson, J., Ueber das Urmeristem der Dicotylenwurzeln. (*Pringsheim's Jahrb. f. wissensch. Botanik*. Leipzig, 1877.)

Digitized by Google

46. Errera, L., Une expérience sur l'ascension de la sève chez les plantes. (*Bull. Soc. roy. de botanique de Belgique,* t. XXV, 1886.)

47. Idem, Sur une condition fondamentale d'équilibre des cellules vivantes. (*Bull. Soc. belge de Microscopie,* t. XIII, octobre 1886.)

48. Idem, Ueber Zellenformen und Seifenblasen in 60 Versamml. deutsch. Naturforsch. u. Aerzte zu Wiesbaden. (*Biol. Centralbl.,* 1887-1888.)

49. Idem, Sur des appareils destinés à démontrer le mécanisme de la turgescence et le mouvement des stomates. (*Bull. Acad. roy. de Belgique,* 3e série, t. XVI, n° 11, 1888.)

50. Falkenberg, P., Beiträge zur Anatomie der Monocotylen Vegetationsorgane. (Inaugural-Dissertation.) Göttingen, 1875.

51. Idem, Vergleichende Untersuchungen über den Bau der Vegetationsorgane der Monokotyledonen. Stuttgart, 1876.

52. Flahault, C., Recherches sur l'accroissement terminal de la racine chez les Phanérogames. (*Ann. sc. nat.,* 6e série, t. VI, 1878.)

53. Fleischer, E., Beiträge zur Embryologie der Monokotylen und Dikotylen. Regensburg, 1874.

54. Garreau, Mémoire sur la formation des stomates dans l'épiderme des feuilles de l'Éphémère des jardins. (*Ann. sc. nat.,* 4e série, t. I, 1854.)

55. Gaudichaud, Recherches générales sur l'organographie, la physiologie et l'organogénie des végétaux. Paris, 1841.

56. Idem, Réfutation des théories établies par M. de Mirbel dans son mémoire sur le *Dracœna australis.* (*Comptes rendus Acad. de Paris,* t. XX et XXI, 1845.)

57. Gérard, R., Recherches sur le passage de la racine à la tige. (*Ann. sc. nat.,* 6e série, t. XI, 1881.)

58. Idem, Traité pratique de micrographie. Paris, 1887.

59. Godfrin, J., Étude histologique sur les téguments séminaux des Angiospermes. Nancy, 1880.

60. Idem, Recherches sur l'anatomie comparée des cotylédons et de l'albumen. (*Ann. sc. nat.,* 6e série, t. XIX, 1884.)

61. Goebel, K., Ueber die Verzweigung dorsiventraler Sprosse. (*Arb. d. bot. Institut in Wurzburg,* Bd. II, H. 3, 1880.)

Digitized by Google

63. Goebel, K., Vergleichende Entwickelungsgechichte der Pflanzenorgane. (*Schenk's Handbuch der Botanik,* Bd. III, 1883.)

64. Idem, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte einiger Inflorescenzen. (*Pringsheim's Jahrb. f. wissensch. Botanik,* Bd. XIV, H. 1, 1883.)

64. Idem, Vergleichende Entwickelungsgeschichte der Pflanzenorgane. (*Schenk's Handbuch der Botanik,* Bd. III, H. 1. Breslau, 1884.)

65. Gravis, A., Recherches anatomiques sur les organes végétatifs de l'*Urtica dioïca.* (*Mém. couronnés et mém. des savants étrangers publiés par l'Académie royale des sciences, etc., de Belgique,* t. XLVII, 1884.)

66. Grüss, J., Ueber den Eintritt von Diastase in das Endosperm. (*Berichte der deutsch. bot. Gesellsch.,* 1890.)

67. Guignard, L., Recherches sur le développement de la graine et en particulier du tégument séminal. (*Journal de botanique,* 7e année, 1893.)

68. Guillard, A., Idée générale de l'inflorescence. (*Bull. Soc. bot. de France,* t. IV. Paris, 1857.)

69. Guillaud, Recherches sur l'anatomie comparée et le développement des tissus de la tige dans les Monocotylédones. (*Ann. sc. nat.,* 6e série, t. V, 1878.)

70. Haberlandt, G., Ueber Scheitelzellwachsthum bei den Phanerogamen. (*Mittheil. des nat. Vereins für Steiermark,* 1881.)

71. Idem, Die physiologischen Leitungen der Pflanzengewebe. (*Schenk's Handbuch der Botanik,* Bd. II, 1882.)

72. Idem, Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig, 1884.

73. Idem, Die Kleberschicht des Gras-Endosperms als Diastase ausscheidendes Drüsengewebe. (*Berichte der deutsch. bot. Gesellsch.,* 1890.)

74. Hanstein, J., Ueber die Verbindung des centralen Holzringe mit der Blattstellung. (*Monatsber. d. k. Preuss. Akad. d. Wiss. zu Berlin,* 1857, et *Ann. sc. nat.,* 4e série, t. VIII, 1857.)

75. Idem, Ueber ein noch nicht bekanntes System schlauchförmiger Gefässe im Parenchym der Blätter und des Stengels vieler Monocotylen. (*Monatsb. der Berliner Akademie,* 1859.)

76. Idem, Die Scheitelzellgruppe im Vegetationspunkt der Phanerogamen. Bonn, 1868.

77. Idem, Die Entwicklung des Keimes der Monokotylen und Dikotylen. (*Bot. Abhandl.,* Bd. I, H. 1. Bonn, 1870.)

Digitized by Google

78. Harz, D., Landwirthschaftliche Samenkunde. Berlin, 1885.

79. Hegelmaier, F., Zur Entwicklungsgeschichte monokotyledoner Keime. (*Bot. Zeitung*, 1874.)

80. Hochreutiner, G., Études sur les phanérogames aquatiques du Rhône et du port de Genève. (*Revue génér. de botanique*, t. VIII, 1896.)

81. Hofmeister, W., Allgemeine Morphologie der Gewächse. Leipzig, 1867.

82. Idem, Ueber die Frage : Folgt der Entwickelungsgang beblätterter Stengel dem langen oder dem kurzen Wege der Blattstellung? (*Bot. Zeitung*, 1867.)

83. Idem, Neue Beiträge zur Kenntniss der Embriobildung der Phanerogamen. (*Abhandl. d. k. s. Ges. d. Wissensch.*, VI.)

84. Humphrey, J.-E., The Developpement of the Seed in the Scitaminae. (*Annals of Botany*, vol. X, n° 37. Londres, 1896.)

85. Hy, F., Les inflorescences en botanique descriptive. (*Revue génér. de botanique*, t. VI et VII. Paris, 1894 et 1895.)

86. de Janczwski, Ed., Recherches sur l'accroissement terminal des racines dans les Phanérogames. (*Ann. sc. nat.*, 5e série, t. XX, 1874.)

87. Idem, Recherches sur le développement des radicelles dans les Phanérogames. (*Ann. sc. nat.*, 5e série, t. XX, 1874.)

88. Jumelle, H., Sur les graines à deux téguments. (*Bull. Soc. bot. de France*, t. XXXV, 1888.)

89. de Jussieu, A., Mémoire sur les embryons monocotylédonés. (*Ann. sc. nat.*, 2e série, t. XI, 1839.)

90. Karsten, Die Vegetationsorgane der Palmen. (*Abhandl. d. kön. Akad. d. Wissensch. zu Berlin*, 1847.)

91. Klebs, G., Beiträge zur Morphologie und Biologie der Keimung. (*Pfeffer's Untersuchungen aus dem bot. Institut zu Tübingen*, Bd. I, 1881-1885.)

92. Kny, L., Ueber einige Abweichungen im Bau des Leitbündels der Monokotyledonen. (*Sonderabdruck aus d. Verhandlungen d. bot. Vereins d. Provinz Brandeburg.* Berlin, 1881.)

93. Kolderup Rosenvinge, L., Influence des agents extérieurs sur l'organisation polaire et dorsiventrale des plantes. (*Revue génér. de botanique.* Paris, 1889.)

94. Korschelt, P., Zur Frage über das Scheitelwachsthum bei den Phanerogamen. (*Pringsheim's Jahrb. f. wissensch. Botanik*, XV, 1, 1884.)

Digitized by Google

95. Laux, W., Ein Beitrag zur Kenntniss der Leitbündel im Rhizom monocotyler Pflanzen. (Inaugural-Dissertation.) Berlin, 1887.

96. Leitgeb, H., Beiträge zur Physiologie der Spaltöffnungsapparate. (*Mittheil. d. bot. Instituts zu Graz*, Bd. I, 1886.)

97. Le Monnier, G., Recherches sur la nervation de la graine (*Ann. sc. nat.*, 5e série, t. XVI, 1872.)

98. Lenfant, C., Contribution à l'anatomie des Renonculacées : le genre *Delphinium*. (*Mém. Soc. roy. des sciences de Liége*, 2e série, t. XIX, 1896.)

99. Lesage, P., Sur la différenciation du liber dans la racine. (*Comptes rendus Acad. de Paris*, 23 février 1891.)

100. Lestiboudois, Th., Études sur l'anatomie et la physiologie des végétaux. Paris, 1840.

101. Idem, Phyllotaxie anatomique. (*Ann. sc. nat.*, 3e série, t. X, 1848.)

102. Lewin, M., Bidrag till hjertbladets anatomi hos monokotyledonerna. (*Bihang till k. svenska vet.-Akad. handlingar*, Bd. XII, A. III, N° 3. Stockholm, 1887.)

103. Lignier, O., Recherches sur l'anatomie comparée des Calycanthées, des Mélastomacées et des Myrtacées. (Thèse.) Paris, O. Doin, 1887.

104. Idem, De l'importance du système libéro-ligneux foliaire en anatomie végétale. (*Comptes rendus Acad. de Paris*, 6 août 1888.)

105. Idem, De la forme du système libéro-ligneux foliaire chez les Phanérogames. (*Bull. Soc. linnéenne de Normandie*, 4e série, vol. II, 1889.)

106. Idem, De l'influence que la symétrie de la tige exerce sur la distribution, le parcours et les contacts de ses faisceaux libéro-ligneux. (*Bull. Soc. linnéenne de Normandie*, 4e série, vol. II, 1889.)

107. Idem, Recherches sur l'anatomie des organes végétatifs des Lécythidacées. (*Bull. scientif. de la France et de la Belgique*, publié par A. Giard, t. XXI, 1890.)

108. Idem, Explication de la fleur des Fumariacées d'après son anatomie. (*Comptes rendus Acad. Paris*, 9 mars 1896.)

109. Link, De structura caulis plantarum monocotylearum. (*Akad. d. Wissensch.*, 1831.)

Digitized by Google

110. Mangin, L., Origine et insertion des racines adventives et modifications corrélatives de la tige chez les Monocotylédones. (*Ann. sc. nat.*, 6e série, t. XIV, 1882.)

111. Mansion, A., Contribution à l'anatomie des Renonculacées : le *Thalictrum flavum*. (*Mém. Soc. roy. des sciences de Liége*, 2e série, t. XX, 1897.)

112. Massart, J., La récapitulation et l'innovation en embryologie végétale. (*Bull. Soc. bot. de Belgique*, t. XXXIII, fasc. 1, 1894.)

113. Meneghini, G., Ricerche sulla struttura del caule nelle piante Monocotyledoni. Padova, 1836.

114. Millardet, A., Sur l'anatomie et le développement du corps ligneux dans les genres *Yucca* et *Dracaena*. (*Mém. Soc. impériale des sc. nat. de Cherbourg*, t. XI, 1865.)

115. Mirbel, C.-F., Traité d'anatomie et de physiologie végétales. Paris, an X.

116. Idem, Nouvelles recherches sur les caractères anatomiques et physiologiques qui distinguent les plantes monocotylédones des plantes dicotylédones. (*Annales du Museum*, t. XIII, 1809.)

117. Idem, Examen de la division des végétaux en endorhizes et exorhizes. (*Annales du Museum*, t. XVI, 1810.)

118. Idem, Éléments de physiologie végétale et de botanique. Paris, 1815.

119. Idem, Recherches anatomiques et physiologiques sur quelques végétaux monocotylés. Le Dattier. (*Ann. sc. nat.*, 2e série, t. XX, 1843.)

120. Idem, Suite des recherches anatomiques et physiologiques sur quelques végétaux monocotylés. (*Ann. sc. nat.*, 3e série, t. III, 1845.)

121. Möbius, Untersuchungen über die Stammanatomie einiger einheimischer Orchideen. (*Berichte der deutschen bot. Gesellschaft*, Bd. IV, 1886.)

122. Idem, Ueber das Vorkommen concentrischer Gefässbundel mit centralen Phloem und peripherischen Xylen, 1887.

123. Moldenhawer, J.-J.-P., Beiträge zur Anatomie der Pflanzen. Kiel, 1812.

124. Mohl, H., De Palmarum structura. (Martius, *Historia naturalis Palmarum*, 1851.)

125. Idem, Sur la formation des stomates. (*Ann. sc. nat.*, 2e série, t. XIII, 1840.)

Digitized by Google

126. Mohl, Welche Ursachen bewirken die Erweiterung und Verengung der Spaltöffnungen? (*Bot. Zeitung*, 1856.)

127. Idem, Ueber die Cambiumschicht des Stammes der Phanerogamen und ihr Verhältniss zum Dikenwachsthum desselben. (*Bot Zeitung*, 1858.)

128. Morot, L., Recherches sur le péricycle ou couche périphérique du cylindre central chez les Phanérogames. (*Ann. sc. nat.*, 6e série, t. XX, 1885.)

129. Müller, J.-C., Das Wachsthum des Vegetationspunktes von Pflanzen mit decussirter Blattstellung. (*Pringsheim's Jahrb. f. wissensch. Botanik*, Bd. V, H. 3, 1867.)

130. Müller, N.-J.-C., Die Anatomie und Mechanik der Spaltöffnung. (*Pringsheim's Jahrb. f. wissensch. Botanik*, Bd. VIII, H. 1, 1871.)

131. Nägeli, C., Ueber das Wachsthum des Stammes und der Wurzel bei den Gefässpflanzen. (*Beiträge z. wissensch. Botanik*, H. I, 1858.)

132. Nageli, C. et Leitgeb, H., Entstehung und Wachsthum der Wurzeln. (*Beiträge z. wissensch. Botanik.*, H. 4, 1868.)

133. Nihoul, E., Contribution à l'étude anatomique des Renonculacées : le *Ranunculus arvensis*. (*Mém. couronnés et mém. des savants étrangers publiés par l'Académie royale des sciences, etc., de Belgique*, t. LII, 1891.)

134. Olivier, L., Recherches sur l'appareil tégumentaire des racines. (*Ann. sc. nat.*, 6e série, t. XI, 1881.)

134b. Petersen, O.-G., Bemaerkninger om den monokotyledone Staengels Tykkelsevaext og anatomiske Regioner. (*Botanik Tidsskrift*, Bd. XVIII, H. 3, 4, 1893.) Analyse dans *Bot. Centralblatt*, Bd. LVII, S. 388.

135. Pfitzer, E., Beiträge zur Kenntniss der Hautgewebe der Pflanzen. (*Pringsheim's Jahrb. f. wissensch. Botanik.*, Bd VIII, H. 1, 1871.)

136. Prantl, Regeneration der Vegetationspunkts an Angiospermen Wurzeln. (*Arb. des Botan. Instituts zu Wurzburg*. H. 4, 1874.)

137. Queva, C., Caractères anatomiques de la tige des Dioscorées. (*Comptes rendus Acad. de Paris*, 31 juillet 1893.)

138. Idem, Recherches sur l'anatomie de l'appareil végétatif des Taccacées et des Dioscorées. Lille, 1894.

Digitized by Google

139. Reinke, J., Untersuchungen über Wachsthumgeschichte und Morphologie der Phanerogamen Wurzeln. (*Botan. Abhandl.* Bonn, 1871.)

140. Richard, L.-C., Des embryons Endorhizes ou monocotylédonés et particulièrement celui des Graminées. (*Annales du Muséum*, t. XVII, 1811.)

141. Rosanoff, S., Ueber Kieselsäure Ablagerungen in einigen Pflanzen. (*Bot. Zeitung*, 1871.)

142. Ross, H., Anatomia comparata delle foglie delle Iridee. (*Malpighia*, vol. VI et VII, 1892 et 1893.)

143. Russow, Ed., Vergleichende Untersuchungen über Leitbündel-Kryptogamen mit berücksichtigung der Histologie der Phanerogamen. (*Mém. Acad. impériale des sciences de St-Pétersbourg*, 7e série, t. XIX, 1872.)

144. Idem, Betracht über d. Leitbündel und Grundgewebe. Dorpat, 1875.

145. Sachs, J., Zur Keimungsgeschichte der Dattel. (*Bot. Zeitung*, 1862.)

146. Idem, Ueber die Keimung des Saamens von *Allium Cepa*. (*Bot. Zeitung*, 1863.)

147. Idem, Physiologie végétale. Trad. par Micheli. Paris, 1868.

148. Idem, Ueber das Wachsthum der Haupt- und Nebenwurzeln. (*Arbeiten d. Bot. Instituts in Würzburg*. Bd. I, H. 3, 1873.)

149. Idem, Traité de Botanique. Trad. par Van Tieghem. Paris, 1874.

150. Idem, Ueber die Anordnung der Zellen in jüngsten Pflanzentheilen. (*Arbeiten d. Bot. Instituts in Würzburg*. Bd. II, H. 1, 1878.)

151. Idem, Ueber Zellanordnung und Wachsthum. (*Ibid.* Bd. II, H. 2, 1879.)

152. Idem, Ueber orthotrope und plagiotrope Pflanzentheile. (*Ibid.* Bd. II, H. 2, 1879.)

153. Idem, Ueber Ausschliessung der geotropischen und heliotropischen krümmungen während des Wachsens. (*Ibid.* Bd. II, H. 2, 1879.)

154. Idem, Vorlesungen über Pflanzen-Physiologie. Leipzig, 1887.

155. Idem, Histoire de la Botanique du XVIe siècle à 1860. Trad. par Varigny. Paris, 1892.)

156. Sanio, C., Vergleichende Untersuchungen über die Zusammensetzung des Holzkörpers. (*Bot. Zeitung*, 1863.)

Digitized by Google

157. Sanio, C., Ueber endogene Gefässbündelbildung. (*Bot. Zeitung*, 1864.)

158. Sauvageau, C., Observations sur la structure des feuilles des plantes aquatiques. (*Journal de Botanique*, vol. IV, 1890.)

159. Idem, Sur les feuilles de quelques monocotylédones aquatiques. (*Ann. sc. nat.*, 7e série, t. XIII, 1891.)

160. Idem, Sur la feuille des Butomées. (*Ann. sc. nat.*, 7e série, t. XVII, 1893.)

161. Schacht, H., Die Pflanzenzelle der innere Bau und das Leben der Gewächse. Berlin, 1852.)

162. Idem, Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Gewächse. Berlin, 1856.

163. Schenck, H., Vergleichende Anatomie der submersen Gewächse. (*Bibliotheca botanica*, H. I, 1886.)

164. Schleiden, Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik. Leipzig, 1861.

165. Schönland, S., Commelinaceæ. (*Die natürlichen Pflanzenfamilien* von A. Engler und K. Prantl, t. II, A. 4. Leipzig, 1888.)

166. Schwendener, S., Das mechanische Princip im anatomischen Bau der Monocotylen. Leipzig, 1874.

167. Idem, Mechanische Theorie der Blattstellungen. Leipzig, 1878.

168. Idem, Ueber Bau und Mechanik der Spaltöffnungen. (*Monatsb. d. k. Akad. d. Wissensch. zu Berlin*, 1881.)

169. Idem, Ueber das Scheitelwachsthum der Phanerogamen-Wurzeln. (*Sitzungsber. d. königl. Akad. d. Wissensch. zu Berlin*, 1882.)

170. Idem, Ueber Scheitelwachsthum und Blattstellungen. (*Ibidem*, t. II, 1885.)

171. Settegast, H., Die landwirthschaftlichen Sämereien und der Samenbau. Leipzig, 1892.

172. Seubert, M., Commelinaceae. (*Martii Flora brasiliensis*, vol. III, Pars 1. Monachii, 1842-1871.)

173. de Solms-Laubach, H., Ueber monocotyle Embryonen mit scheitelbürtigem Vegetationspunkt. (*Bot. Zeitung*, 1878.)

174. Steinheil, A., Observations sur le mode d'accroissement des feuilles. (*Ann. sc. nat.*, 2e série, t. VIII, 1837.)

Digitized by Google

175. Sterckx, R., Contribution à l'anatomie des Renonculacées : Tribu des Clématidées. (*Mém. de la Soc. roy. des sciences de Liége,* 2e série, t. XX, 1897.)

176. Strasburger, E., Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Spaltöffnungen. (*Pringsheim's Jahrb. f. wissensch. Botanik,* Bd. V, H. 3 und 4, 1867.)

177. Idem, Die Coniferen und Gnetaceen. Jena, 1872.

178. Idem, Zellbildung und Zelltheilung. Jena, 1880.

179. Idem, Ueber den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen. Jena, 1891.)

180. Trécul, A., Sur l'origine des racines. (*Ann. sc. nat.,* 3e série, t. VI, 1846.)

181. Idem, Mémoire sur la formation des feuilles. (*Ann. sc. nat.,* 3e série, t. XX, 1853.)

182. Idem, Recherches sur l'ordre d'apparition des premiers vaisseaux dans les organes aériens. (*Ann. sc. nat.,* 6e série, t. XII, 1881.)

183. Treub, M., Le méristème primitif de la racine dans les Monocotylédones. Leyde, 1876.

184. Tschirch, A., Physiologische Studien über die Samen, insbesondere die Saugorgane derselben. (*Ann. du Jard. botanique de Buitenzorg,* vol. IX, 2e partie, 1891.)

185. Unger, Ueber den Bau und das Wachsthum des Dicotyledonen Stammes. (*Kais. Akad. d. Wissensch zu St.-Petersburg,* 1840.)

186. Van Tieghem, Ph., Recherches sur la structure des Aroïdées. (*Ann. sc. nat.,* 5e série, t. VI, 1866.)

187. Idem, Sur la structure des feuilles monocotylédones. (*Comptes rendus Acad. de Paris,* t. LXVIII, 1869.)

188. Idem, Recherches sur la symétrie de structure des plantes vasculaires. (*Ann. sc. nat.,* 5e série, t. XIII, 1870.)

189. Idem, Observations anatomiques sur le cotylédon des Graminées. (*Ann. sc. nat.,* 5e série, t. XV, 1872.)

190. Idem, Sur quelques points de l'anatomie des Cucurbitacées. (*Bull. Soc. bot. de France,* t. XXIX, no 4, 1882.)

Digitized by Google

191. Van Tieghem, Ph., Sur l'exoderme de la racine des Restiacées. (*Bull. Soc. bot. de France*, t. XXXIV, 1887.)

192. Idem, Structure de la racine et disposition des radicelles dans les Centrolépidées, Eriocaulées, Joncées, Mayacées et Xyridées. (*Journal de botanique*, 1re année, n° 20, 1887.)

193. Idem, Sur la limite de la tige et de la racine dans l'hypocotyle des Phanérogames. (*Journal de botanique*, 16 décembre 1891.)

194. Idem, Traité de botanique, 2e édition. Paris, 1891.

195. Van Tieghem, Ph. et Douliot, H., Recherches comparatives sur l'origine des membres endogènes dans les plantes vasculaires. (*Ann. sc. nat.*, 7e série, t. VIII, 1888.)

196. Vesque, J., L'absorption comparée directement à la transpiration. (*Ann. sc. nat.*, 6e série, t. VI, 1878.)

197. Idem, Observation directe du mouvement de l'eau dans les vaisseaux. (*Ann. sc. nat.*, 6e série, t. XV, 1883.)

198. Idem, Études microphysiologiques sur les réservoirs d'eau des plantes. (*Annales agronomiques*, vol. XII.)

199. Idem, Traité de Botanique agricole et industrielle. Paris, 1885.

200. Vesque, J., De l'emploi des caractères anatomiques dans la classification des végétaux. (*Bull. Soc. bot. de France*, t. XXXVI, Actes du Congrès de Paris, 1889.)

201. Voigt, A., Untersuchungen über Bau und Entwickelung von Samen mit ruminiertem Endosperm aus den Familien der Palmen, Myristicaceen und Anonaceen. (*Annales du Jard. bot. de Buitenzorg*, vol. VII, 2e partie, 1888.)

202. de Vries, H., Eine Methode zur Analyse der Turgorkraft. (*Pringsheim's Jahrb. f. wissensch. Botanik*, Bd. XIV, H. 4, 1884.)

203. Idem, Plasmolytische Studien über die Wand der Vacuolen. (*Ibid.*, Bd. XVI, H. 4, 1885.)

204. Idem, Untersuchungen über die mechanischen Ursachen der Zellstreckung. Leipzig, 1877.)

Digitized by Google

205. Vuillemin, P., De la valeur des caractères anatomiques au point de vue de la classification des végétaux. Paris, 1884.

206. Idem, L'exoderme. (*Bull. Soc. bot. de France*, t. XXXIII, 1886.)

207. Warming, E., Recherches sur la ramification des Phanérogames principalement au point de vue de la partition du point végétatif. Résumé d'un mémoire danois. (*Mémoires de l'Acad. r. de Copenhague*, 5e série. Classe des sciences, vol. X, n° 1, 1872.)

208. Weiss, J., Wachsthumsverhältnisse und Gefässbündelverlauf der Piperaceen. (*Flora*, 1876.)

209. Westermaier, M., Ueber Bau und Funktion des pflanzenlichen Hautgewebesystems. (*Pringsheim's Jahrbücher f. wissensch. Botanik*, Bd. XIV, H. 1, 1883.)

210. Idem, Untersuchungen über die Bedeutung todter Röhren und lebender Zellen für die Wasserbewegung in der Pflanze. (*Sitzungsb. d. Akad. d. Wissensch. z. Berlin*, Bd. XLVIII, 1884.)

Digitized by Google

EXPLICATION DES PLANCHES.

ABRÉVIATIONS.

Alb.	Albumen.
Ass. pil.	Assise pilifère.
Ass. s. pil.	Assise sous-pilifère.
B¹.	Bois primaire.
Bg.	Bourgeon.
Brc.	Bractée.
Cf.	Coiffe.
Coll.	Collenchyme.
Cot.	Cotylédon.
Emb.	Embryon.
End.	Endoderme.
Ép. e.	Épiderme externe.
Ép. i.	Épiderme interne.
Ép. e. P.	Épiderme externe de la primine.
Ép. i. P.	Épiderme interne de la primine.
Ép. e. S.	Épiderme externe de la secondine.
Ép. i. S.	Épiderme interne de la secondine.
Fe.	Feuille.
Ft. Cot.	Fente cotylédonaire.
Ft. Fe¹.	Fente de la préfeuille.
G.	Faisceau gemmaire.
Gn. Cot.	Gaine cotylédonaire.
Gn. sclér.	Gaine de sclérenchyme.
Hp.	Hypocotyle.
i.	Faisceau intermédiaire.
L.	Faisceau latéral.
L¹.	Liber primaire.
M.	Faisceau médian.
m.	Faisceau marginal.
Més. e.	Mésophylle externe.
Més. i.	Mésophylle interne.
Més. m.	Mésophylle moyen.
Nd.	Nœud.
Nuc.	Nucelle.
Par. cort.	Parenchyme cortical.
Péric.	Péricycle.
Pét. cot.	Pétiole cotylédonaire.
Phlt.	Phlœoterme.
Préfe.	Préfeuille.
Prim.	Primine.
Rc.	Racine adventive.
Rc. p.	Racine principale.
Sc. emb.	Sac embryonnaire.
Secd.	Secondine.
Spd.	Spermoderme.
Sub.	Suber.
Suç. cot.	Suçoir cotylédonaire.
Tf. P.	Tissu fondamental de la primine.
Tg.	Tige.
v.	Vaisseau.

Digitized by Google

Digitized by Google

PLANCHES I à XXVII.

Digitized by Google

PLANCHE I.

TRADESCANTIA VIRGINICA L.

L'OVULE ET LE SPERMODERME.

Les stades (p. 9).

FIG. 1. Coupe transversale d'un ovule provenant d'une fleur épanouie (stade I).

— 2. Coupe longitudinale d'un ovule semblable suivant son petit diamètre.

— 3. Coupe orientée comme la précédente dans un ovule peu après la fécondation (stade II).

— 4. Coupe orientée id. dans une jeune graine (stade III).

— 5. Coupe orientée id. dans une graine mûre (stade IV).

Le spermoderme (pp. 10 à 14).

— 6. Coupe de l'ovule représenté par la figure 2 amplifiée davantage (stade I).

— 7. Téguments de l'ovule représenté par la figure 3 (stade II).

— 8. Quelques cellules de l'Ép. i. P. au stade II fortement grossies, montrant un noyau unique.

— 9. Des cellules semblables vues de face.

— 10. Téguments de la jeune graine représentée par la figure 4 (stade III).

— 11. Trois cellules réticulées et sclérifiées produites par l'Ép. i. P. au sein du Tf. P. Une de ces cellules est vue extérieurement; les deux autres en coupe optique.

— 12. Quelques cellules de l'Ép. i. P. au stade III fortement grossies, montrant des noyaux en voie de fragmentation.

— 13. Des cellules semblables vues de face.

— 14. Quelques cellules de l'Ép. i. P. à un stade plus avancé, montrant les noyaux disposés en rosace autour d'une pelote protoplasmique granuleuse.

— 15. Des cellules semblables, vues de face.

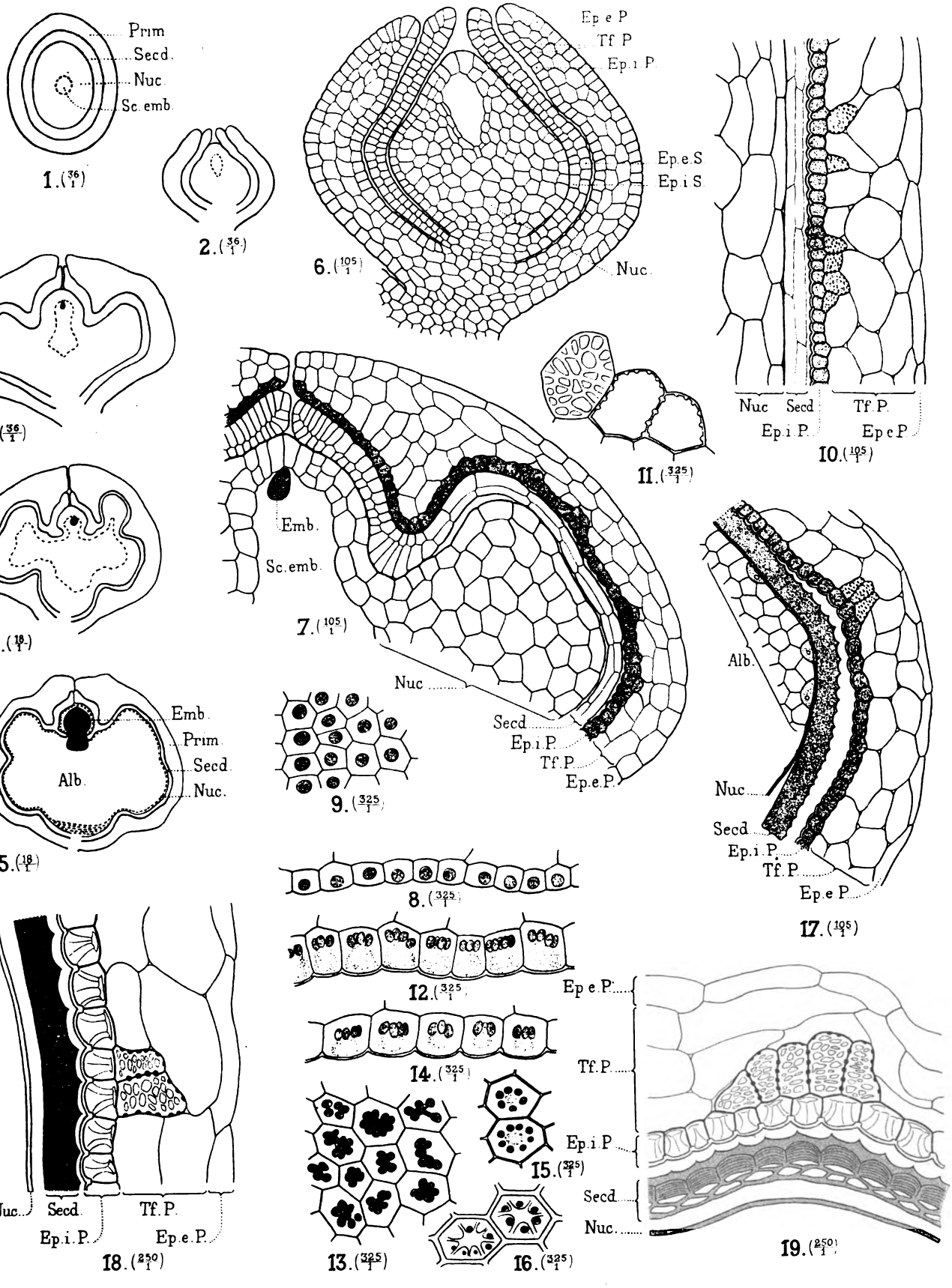
— 16. Quelques cellules de l'Ép. i. P., plus âgées encore, lorsque la silice s'est déposée dans la cavité cellulaire.

— 17. Spermoderme de la graine mûre représentée par la figure 5 (stade IV).

— 18. Le même, amplifié davantage, en coupe longitudinale de la graine, comme dans la figure précédente.

— 19. Le même, en coupe transversale de la graine.

Digitized by Google



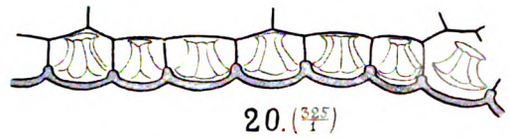
TRADESCANTIA VIRGINICA L.

L'OVULE ET LE SPERMODERME.

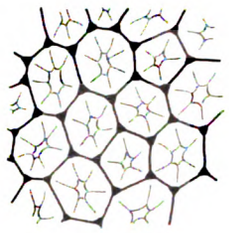
Digitized by Google

Digitized by Google

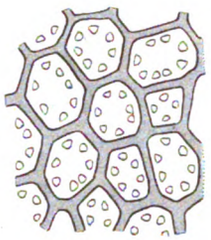
Digitized by Google



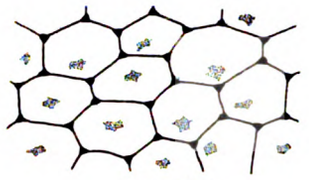
20. $(\frac{325}{1})$



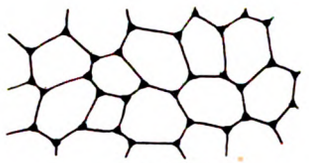
21. $(\frac{325}{1})$



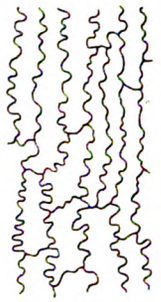
22. $(\frac{325}{1})$



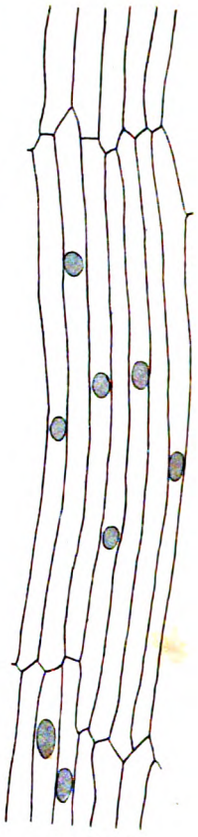
27. $(\frac{325}{1})$



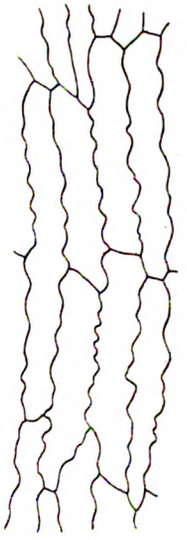
26. $(\frac{325}{1})$



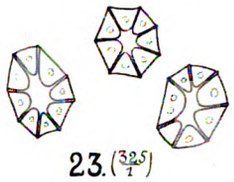
28. $(\frac{200}{1})$



30. $(\frac{200}{1})$



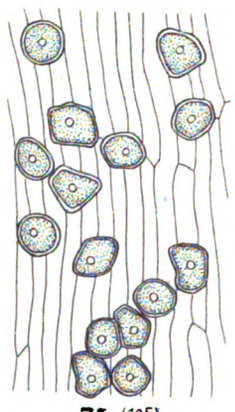
29. $(\frac{200}{1})$



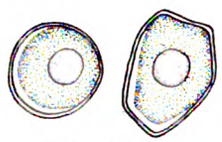
23. $(\frac{325}{1})$

24. $(\frac{325}{1})$

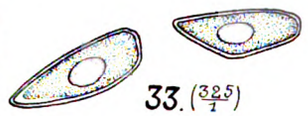
25. $(\frac{325}{1})$



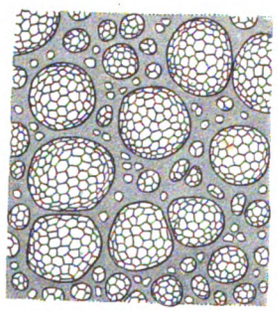
31. $(\frac{105}{1})$



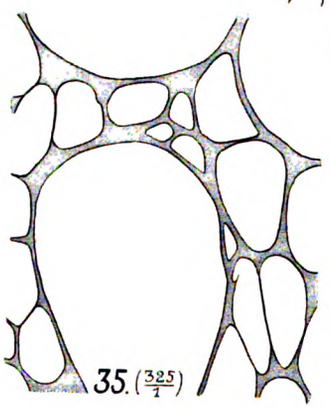
32. $(\frac{325}{1})$



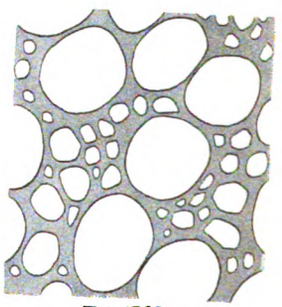
33. $(\frac{325}{1})$



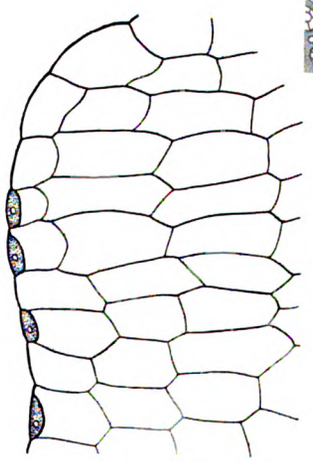
34. $(\frac{325}{1})$



35. $(\frac{325}{1})$



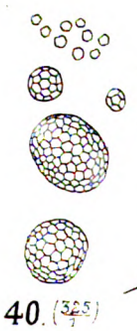
36. $(\frac{325}{1})$



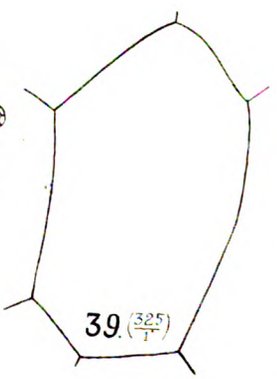
41. $(\frac{105}{1})$

37. $(\frac{325}{1})$

38. $(\frac{325}{1})$



40. $(\frac{325}{1})$



39. $(\frac{325}{1})$

A. Transiens ad nat. del.

J. L. Goffart lith. Bruxelles

TRADESCANTIA VIRGINICA L.

LE SPERMODERME ET L'ALBUMEN.

Digitized by Google

PLANCHE II.

TRADESCANTIA VIRGINICA L.

LE SPERMODERME ET L'ALBUMEN.

Le spermoderme (suite).

FIG. 20. Quelques cellules de l'Ép. i. P. en coupe montrant leur contenu.

— 21. Portion de l'Ép. i. P. isolé par l'eau de Javelle, vu par sa face externe.

— 22. Idem, vu par sa face interne.

— 23. Contenus siliceux de l'Ép. i. P. de la graine mûre, vus par leur face externe.

— 24. Idem, vus par leur face interne.

— 25. Idem, vus de profil.

— 26. Portion de l'Ép. i. P. traité par la potasse concentrée et bouillante, vu de face.

— 27. Idem, traité par l'acide fluorhydrique, vu de face.

— 28. Ép. e. S. d'un ovule avant la fécondation, vu de face.

— 29. Idem d'une graine mûre, vu de face.

— 30. Ép. i. S. d'une graine mûre, vu de face.

L'albumen (pp. 18 à 20).

— 31. Cellules à contenu protéique adhérentes à un fragment de spermoderme vu par sa face interne.

— 32. Deux idem, vues de face, grossies davantage.

— 33. Deux idem, vues de profil, dans une coupe tranversale de la graine.

— 34. Coupe des cellules amylifères observées dans l'eau.

— 35. Idem, traitée par la potasse.

— 36. Idem, traitée par l'alcool nitrique.

— 37. Idem, colorée par l'hématoxyline et montée au baume de Canada : noyaux ratatinés.

— 38. Idem, laissée huit jours dans l'eau, puis colorée par le vert de méthyle : noyaux gonflés avec nucléoles.

— 39. Idem, chauffée légèrement dans l'hydrate de chloral : la membrane cellulaire seule est visible.

— 40. Grains d'amidon composés et grains solitaires.

— 41. Portion périphérique de l'albumen d'une graine coupée longitudinalement au début de la germination.

Digitized by Google

PLANCHE III.

TRADESCANTIA VIRGINICA L.

L'EMBRYON (pp. 21 et 22).

FIG. 42. Coupe transversale d'une graine mûre au niveau de l'embryon.

— 43. Coupe longitudinale d'une graine mûre suivant son petit diamètre montrant l'embryon *in situ*.

— 44. Embryon extrait de la graine, vu extérieurement et montrant la fente cotylédonaire.

— 45. Coupe longitudinale d'un embryon suivant son plan de symétrie.

— 46. Coupe longitudinale perpendiculaire au plan de symétrie.

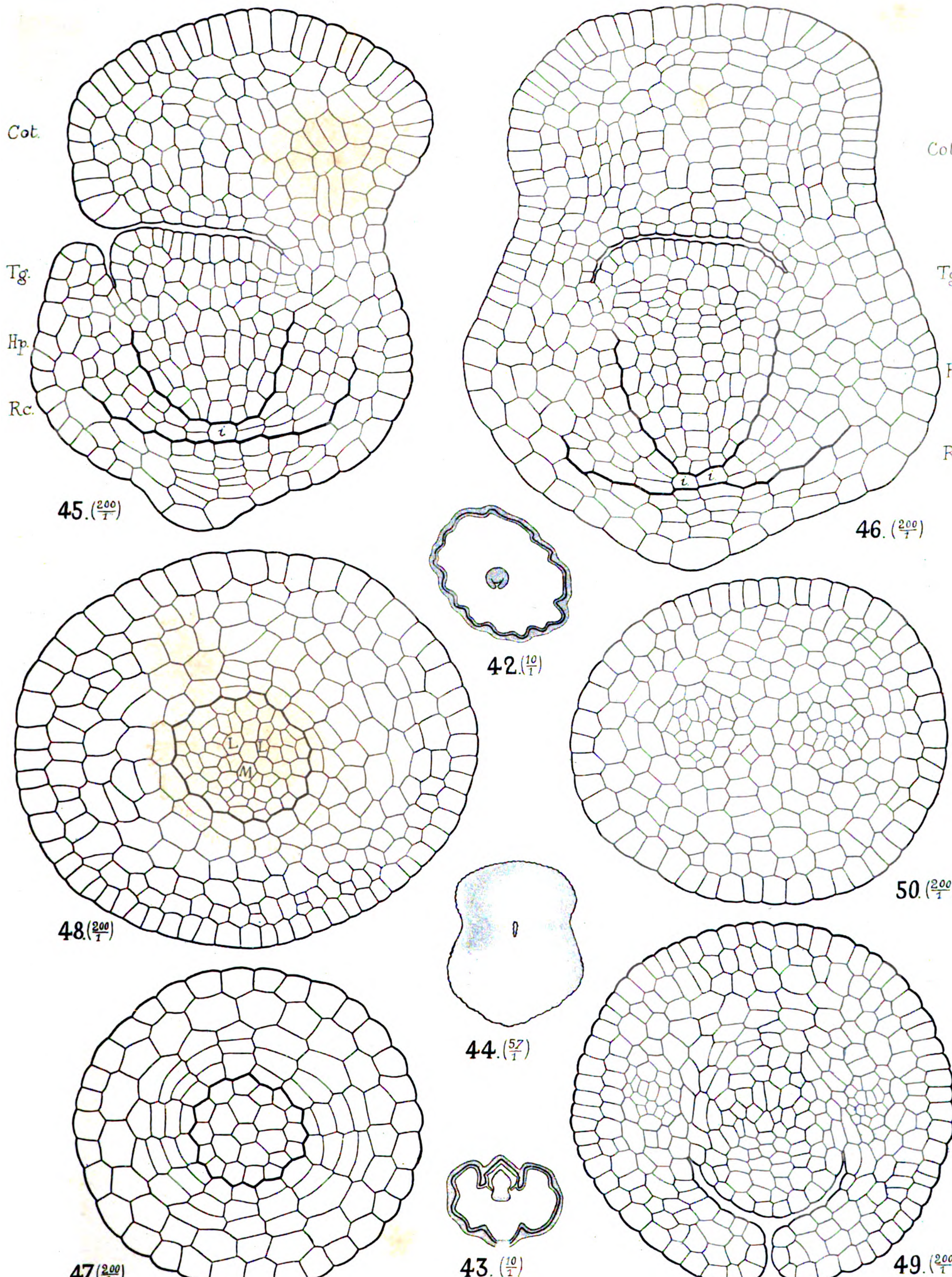
— 47. Coupe transversale d'un embryon au niveau de la racine principale.

— 48. Idem vers le milieu de l'hypocotyle.

— 49. Idem à la base du cotylédon.

— 50. Idem vers le milieu du cotylédon.

Digitized by Google



A. Gravis ad nat. del.   J. L. Goffart lith. Bruxelles

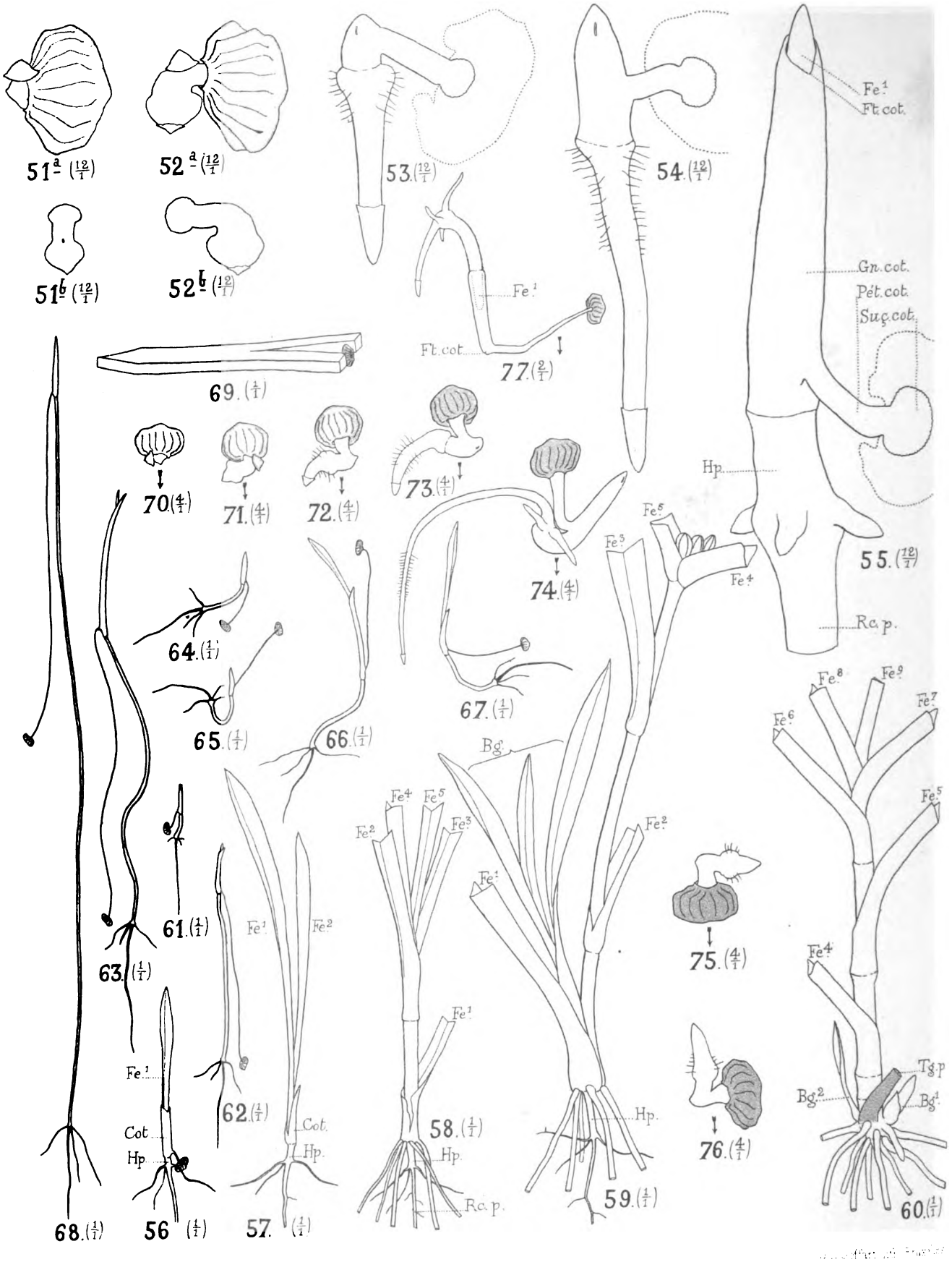
TRADESCANTIA VIRGINICA L.

L'EMBRYON.

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google



TRADESCANTIA VIRGINICA L.

LES PLANTULES.

Digitized by Google

PLANCHE IV.

TRADESCANTIA VIRGINICA L.

LES PLANTULES.

Stades du développement (pp. 25 à 27).

FIG. 51 à 60. Caractères extérieurs des plantules à dix stades de leur développement.

Influence du milieu.

— 61. Germination à une faible profondeur en terre (p. 27).

— 62. Idem à une profondeur plus grande (pp. 27 et 29).

— 63. Idem à la surface du sol dans l'obscurité (pp. 27 et 40).

— 64 à 67. Plantules développées dans l'eau à la lumière (pp. 54 et 55).

— 68. Plantule développée dans l'eau à l'obscurité (pp. 29 et 54).

— 69. Graine fixée dans une petite pince en bois (p. 56).

— 70 à 74. Germination de graines placées l'embryon verticalement, la radicule en bas (p. 56).

— 75. Idem placée l'embryon verticalement, la radicule en haut (p. 57).

— 76 et 77. Idem placées l'embryon horizontalement (p. 57).

N. B. — Dans toutes ces figures, la flèche indique la direction suivant laquelle la pesanteur a agi pendant toute la durée de la germination.

Digitized by Google

PLANCHE V.

TRADESCANTIA VIRGINICA L.

LES PLANTULES.

Coupes longitudinales.

FIG. 78. Au stade I.
— 79. Au stade II.
— 80. Au stade III.
— 81. Au stade V. (pp. 39 et 40).

— 82 et 83. Au stade VI, la première à hypocotyle court, la seconde à hypocotyle plus long (p. 41).

— 84. Trachées des pôles centripètes d'un hypocotyle court (longueur = 0^{mm},15); elles proviennent de la figure 80 (pp. 30 et 31).

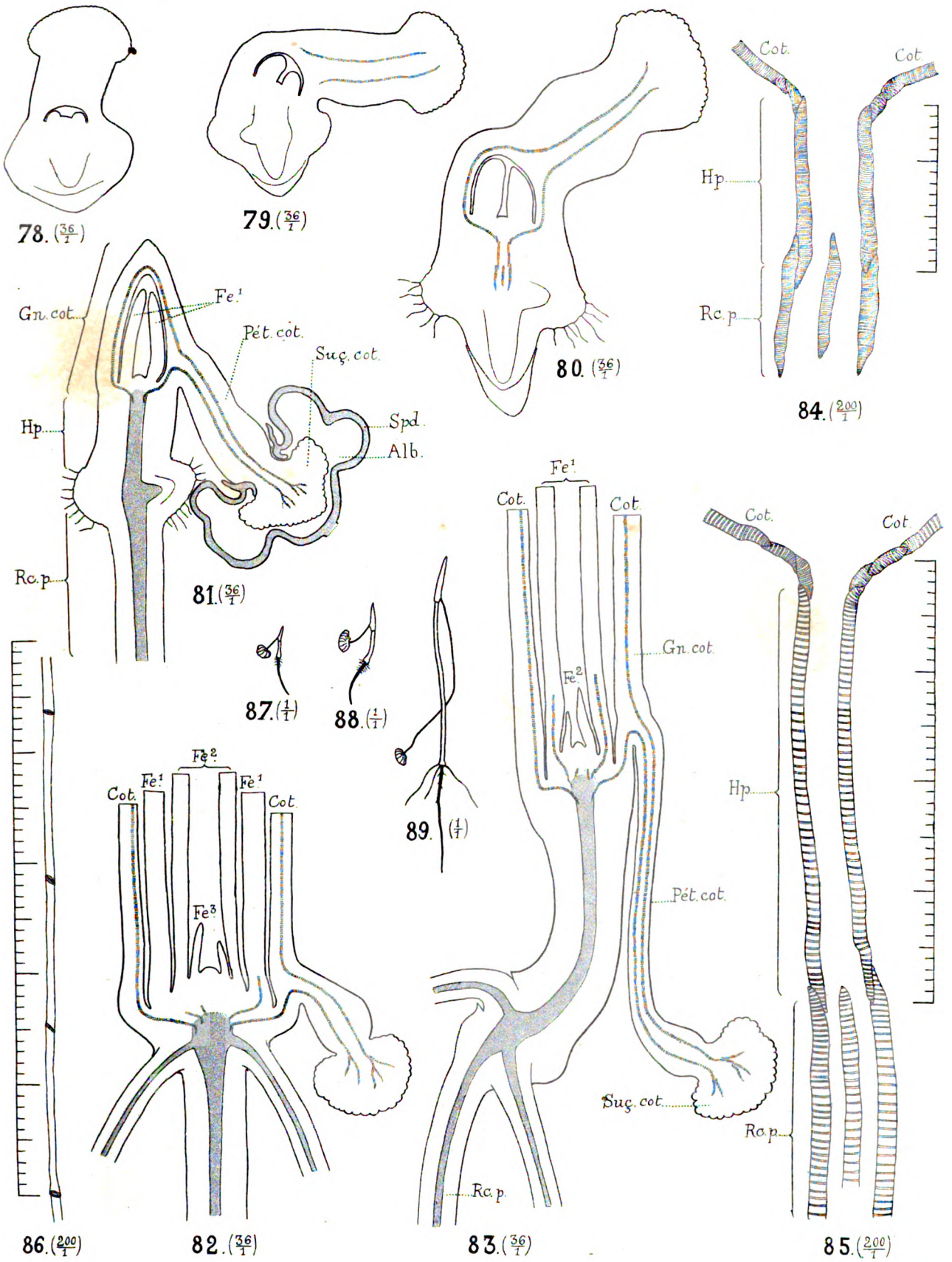
— 85. Trachées des pôles centripètes d'un hypocotyle plus allongé (longueur = 0^{mm},37) (pp. 30 et 31).

— 86. Trachée de l'un des pôles centripètes d'un hypocotyle beaucoup plus allongé encore (longueur = 6^{mm}) (pp. 30 et 31).

N. B. — Les graduations indiquées à côté de ces trois dernières figures indiquent des centièmes de millimètre.

— 87 à 89. Germination sur clinostat (p. 58).

Digitized by Google



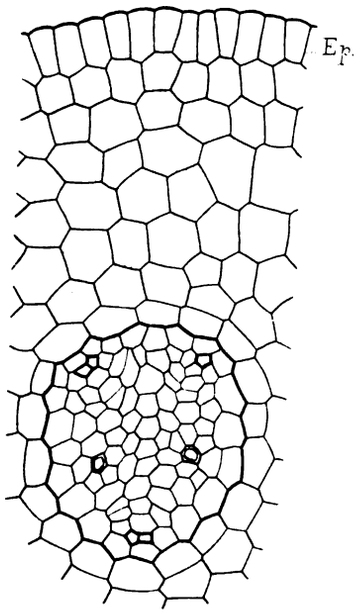
TRADESCANTIA VIRGINICA L.

LES PLANTULES.

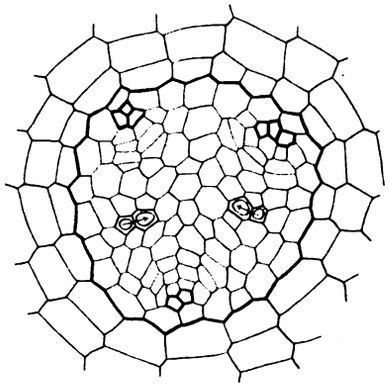
Digitized by Google

Digitized by Google

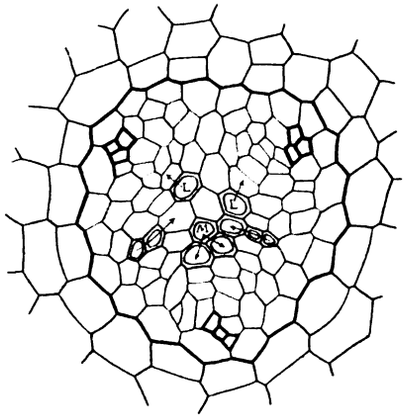
Digitized by Google



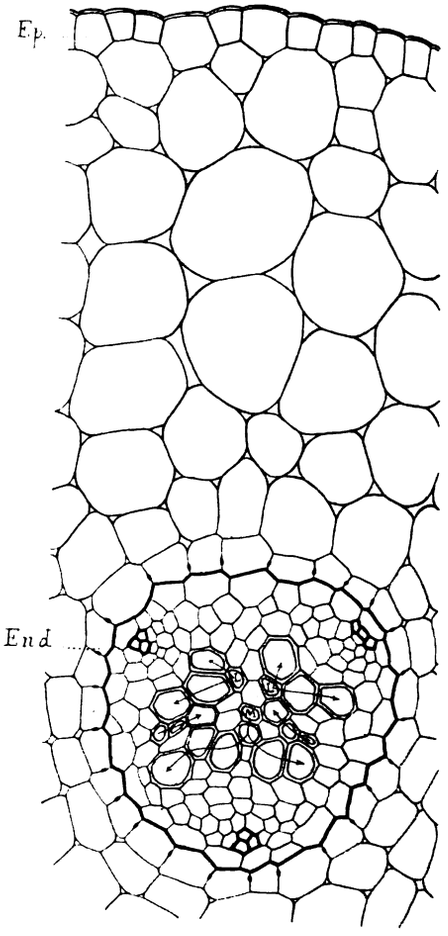
90. $(\frac{200}{1})$



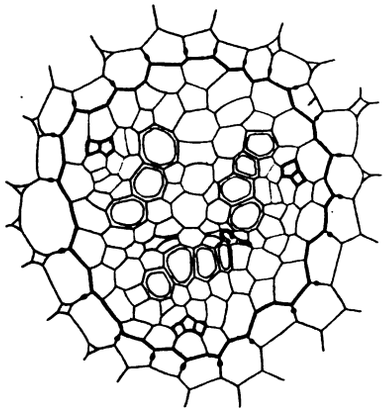
91. $(\frac{250}{1})$



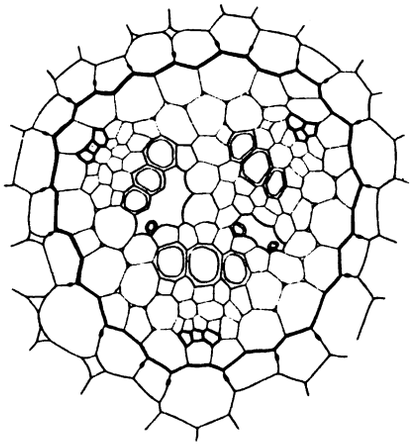
92. $(\frac{200}{1})$



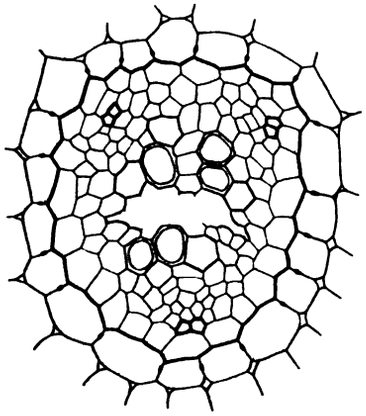
93. $(\frac{200}{1})$



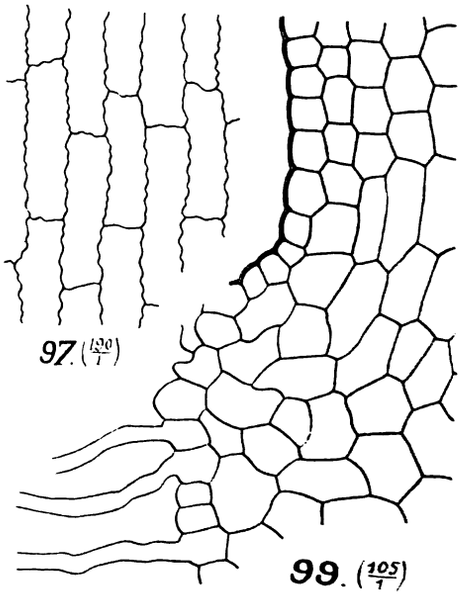
94. $(\frac{200}{1})$



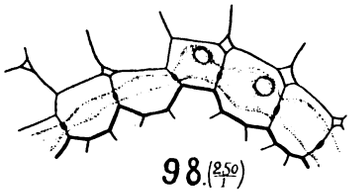
96. $(\frac{200}{1})$



95. $(\frac{200}{1})$



97. $(\frac{130}{1})$



98. $(\frac{250}{1})$

99. $(\frac{105}{1})$

A Gravis ad nat. del.

J.L. Soffaré Lith. Bruxelles

TRADESCANTIA VIRGINICA L.

L'HYPOCOTYLE.

Digitized by Google

PLANCHE VI.

TRADESCANTIA VIRGINICA L.

L'HYPOCOTYLE (pp. 28 à 32).

FIG. 90. Milieu de l'hypocotyle au stade III (plantule représentée par la fig. 53).

— 91. Idem au stade IV (plantule de la fig. 54).

— 92. Idem au stade V (plantule de la fig. 55).

— 93. Idem au stade VI, hypocotyle très court (plantule de la fig. 56).

N. B. — Dans les figures 92 et 93, les flèches indiquent la direction suivant laquelle s'est opérée la différenciation des divers pôles ligneux.

— 94. Milieu d'un hypocotyle un peu allongé (plantule de la fig. 61).

— 95. Idem plus fortement allongé (plantule de la fig. 62).

— 96. Idem très fortement allongé dans l'eau et à l'obscurité (plantule de la fig. 68).

— 97. Coupe tangentielle dans l'endoderme.

— 98. Coupe transversale de l'endoderme.

— 99. Coupe radiale à la base d'un hypocotyle montrant comment la décortication de l'épiderme a mis à nu l'assise pilifère de la racine.

Digitized by Google

PLANCHE VII.

TRADESCANTIA VIRGINICA L.

LE COTYLÉDON (pp. 38 à 40).

FIG. 100. Cotylédon d'une plantule au stade VI, vu extérieurement; le suçoir a été retiré de la graine.

— 101. Un cotylédon semblable dont la gaine a été fendue et étalée : vu par sa face interne ce cotylédon montre le pétiole à droite.

— 102. Un autre cotylédon vu de la même manière : il porte le pétiole à gauche.

— 103. Coupe transversale vers le milieu du pétiole cotylédonaire.

— 104. Coupe radiale de l'un des faisceaux de ce pétiole.

— 105. Épiderme et stomate de pétiole.

— 106. Coupe transversale vers le milieu d'un pétiole cotylédonaire beaucoup plus allongé que celui de la figure 103.

— 107. Suçoir cotylédonaire extrait de la graine et vu extérieurement.

— 108. Coupe longitudinale d'un suçoir montrant la terminaison des deux faisceaux cotylédonaires.

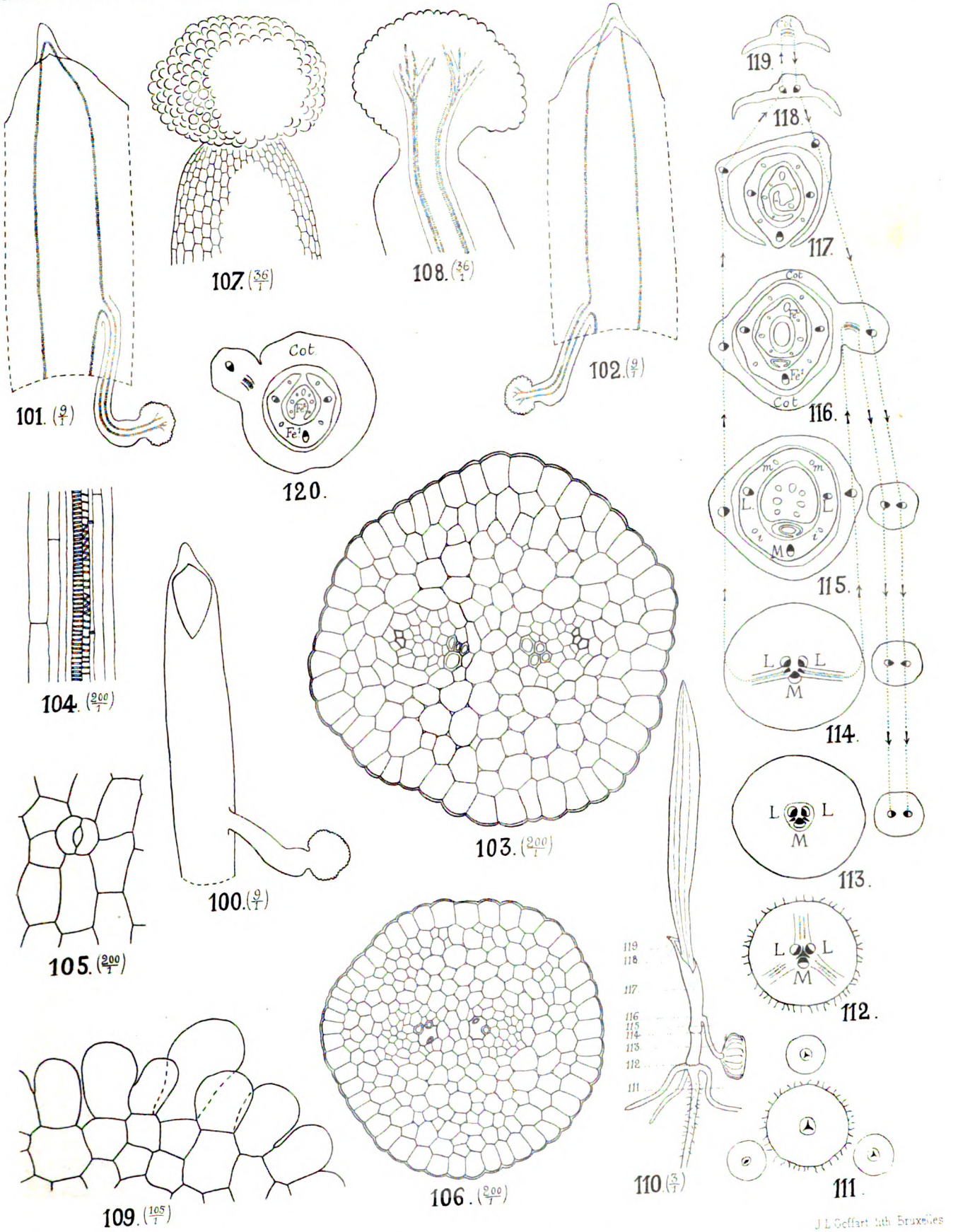
— 109. Coupe transversale de l'épiderme du suçoir.

— 110. Plantule au stade VI indiquant les niveaux auxquels ont été pratiquées les coupes transversales représentées par les neuf figures suivantes.

— 111 à 119. Coupes transversales aux niveaux les plus caractéristiques de la plantule précédente (voir p. 41).

— 120. Coupe transversale d'une plantule dont le cotylédon est à gauche : à comparer à la figure 116 provenant d'une plantule dont le cotylédon est à droite.

Digitized by Google



A. Gravis, ad nat. del.

J. L. Goffart, lith. Bruxelles

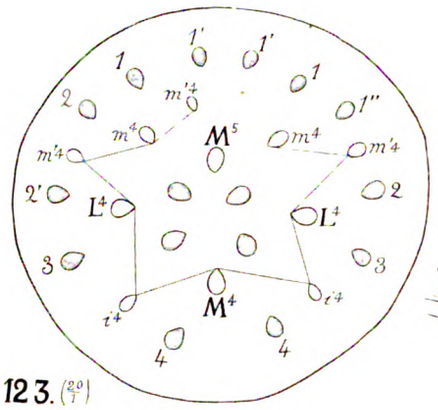
TRADESCANTIA VIRGINICA L.

LE COTYLÉDON.

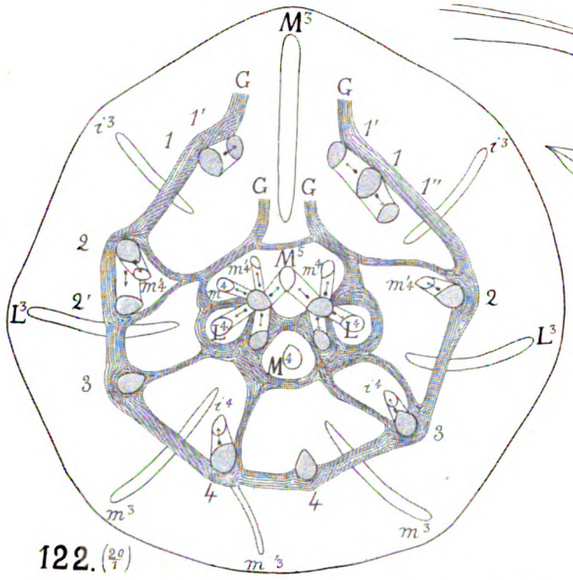
Digitized by Google

Digitized by Google

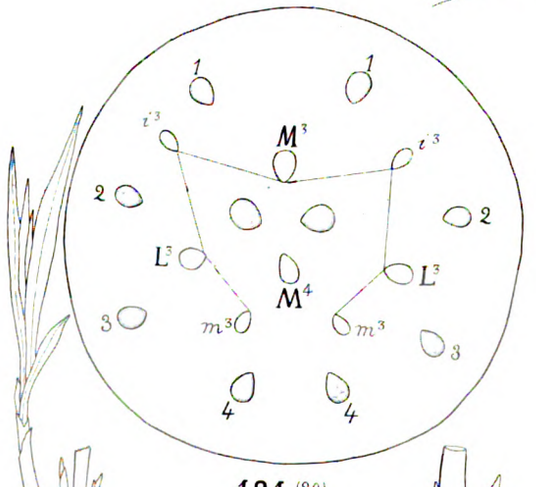
Digitized by Google



123. $(\frac{2}{1}\frac{0}{1})$



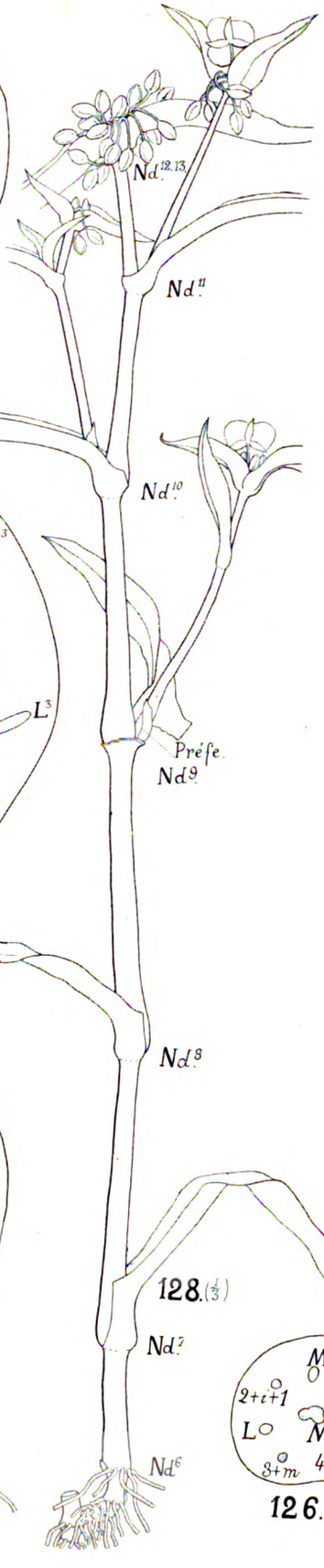
122. $(\frac{2}{1}\frac{0}{1})$

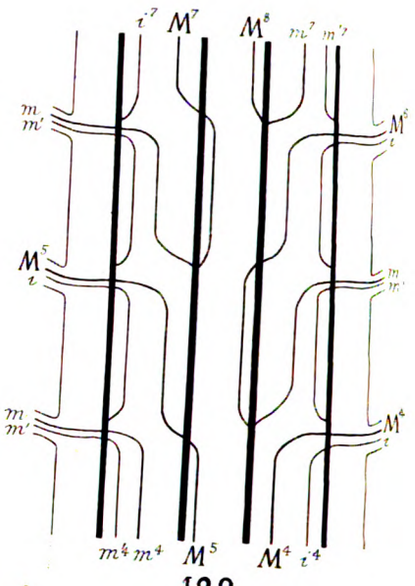


121. $(\frac{2}{1}\frac{0}{1})$

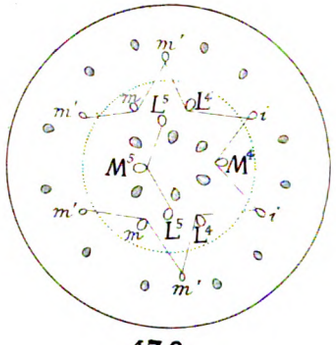
127. $(\frac{1}{3})$

128. $(\frac{B}{3}\frac{1}{3})$

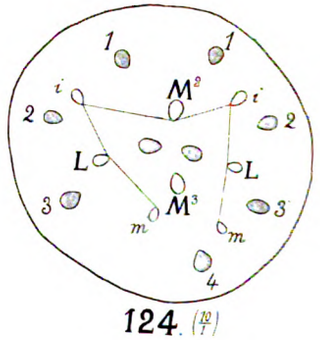




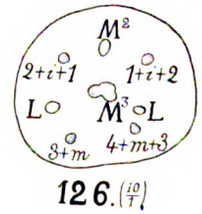
129.



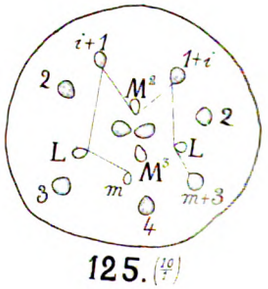
130.



124. $(\frac{1}{1}\frac{0}{1})$



126. $(\frac{1}{1}\frac{0}{1})$



125. $(\frac{1}{1}\frac{0}{1})$

A. Gravis ad nat. del.

d. n. Goffart lith. Bruxelles

TRADESCANTIA VIRGINICA L.

PARCOURS DES FAISCEAUX DANS LES TIGES.

Digitized by Google

PLANCHE VIII.

TRADESCANTIA VIRGINICA L.

PARCOURS DES FAISCEAUX DANS LES TIGES.

Tiges principales.

FIG. 121. Coupe de l'entrenœud 3 d'une tige principale
— 122. Projection horizontale du nœud 3 . . . . } (p. 67).
— 123. Coupe de l'entrenœud 4 . . . . . }

— 124 à 126. Variations d'ordre biologique offertes par l'entrenœud 2 de trois tiges principales (pp. 74 et 75).

Tiges primaires.

— 127. Fragment d'un rhizome de la plante adulte en avril 1894 : la région souterraine de la tige primaire de 1893 porte plusieurs petits bourgeons, deux gros bourgeons et une pousse feuillée. Cette dernière fleurira pendant l'été 1894.

— 128. Tige primaire entièrement développée en juillet.

— 128[1]. Portion souterraine d'une tige primaire, en octobre, portant des bourgeons de remplacement.

— 129. Schéma du parcours des faisceaux (p. 89).

— 130. Schéma de la section transversale correspondante. (La courbe en pointillé sépare les faisceaux externes des faisceaux internes.)

Digitized by Google

PLANCHE IX.

TRADESCANTIA VIRGINICA L.

PARCOURS DES FAISCEAUX DANS LES TIGES.

Portion souterraine des tiges primaires (p. 68).

FIG. 131. Coupe de l'entrenœud 5 d'une tige primaire.

— 132. Projection horizontale du nœud 5.

— 133. Coupe de l'entrenœud 6.

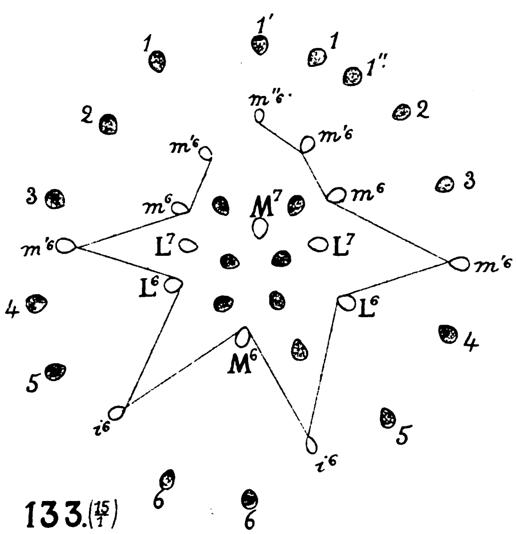
Portion aérienne des tiges primaires (p. 69).

— 134. Coupe de l'entrenœud 11 d'une tige primaire.

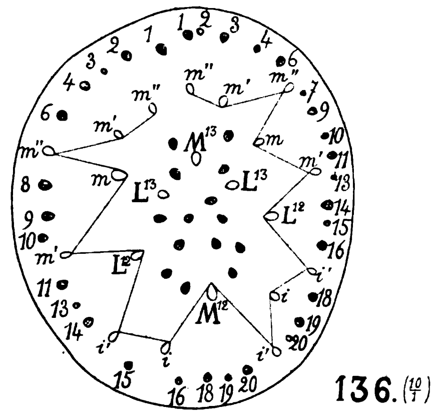
— 135. Projection horizontale du nœud 11.

— 136. Coupe de l'entrenœud 12.

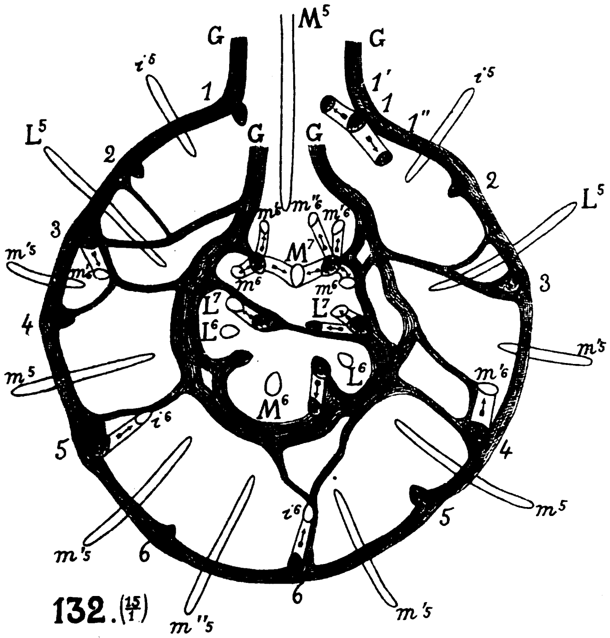
Digitized by Google



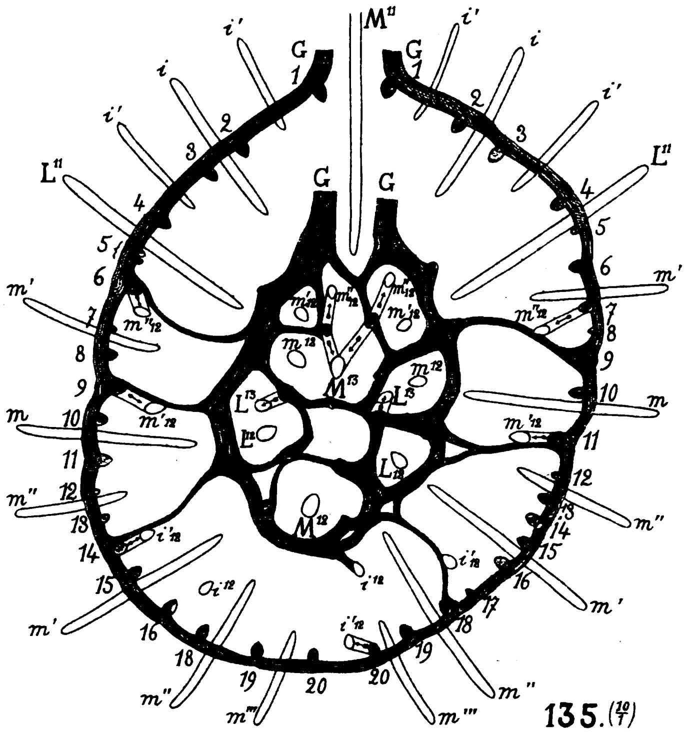
133. $(\frac{15}{1})$



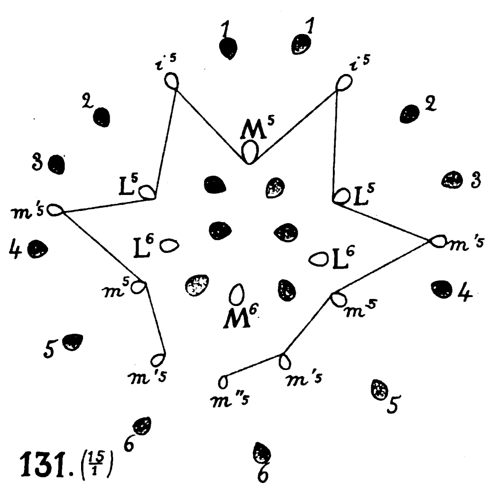
136. $(\frac{10}{1})$



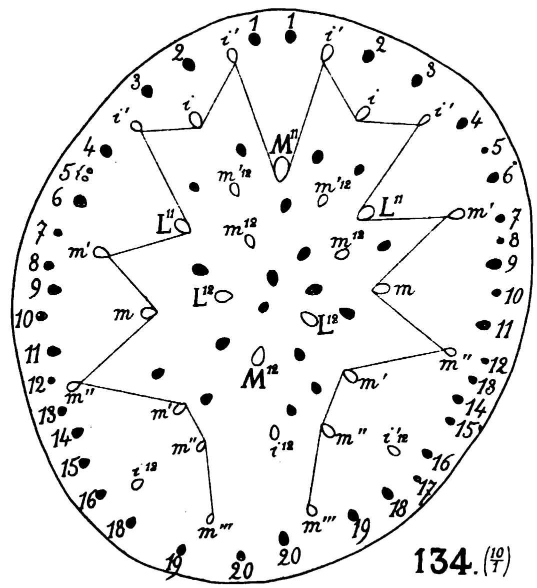
132. $(\frac{15}{1})$



135. $(\frac{10}{1})$



131. $(\frac{15}{1})$



134. $(\frac{10}{1})$

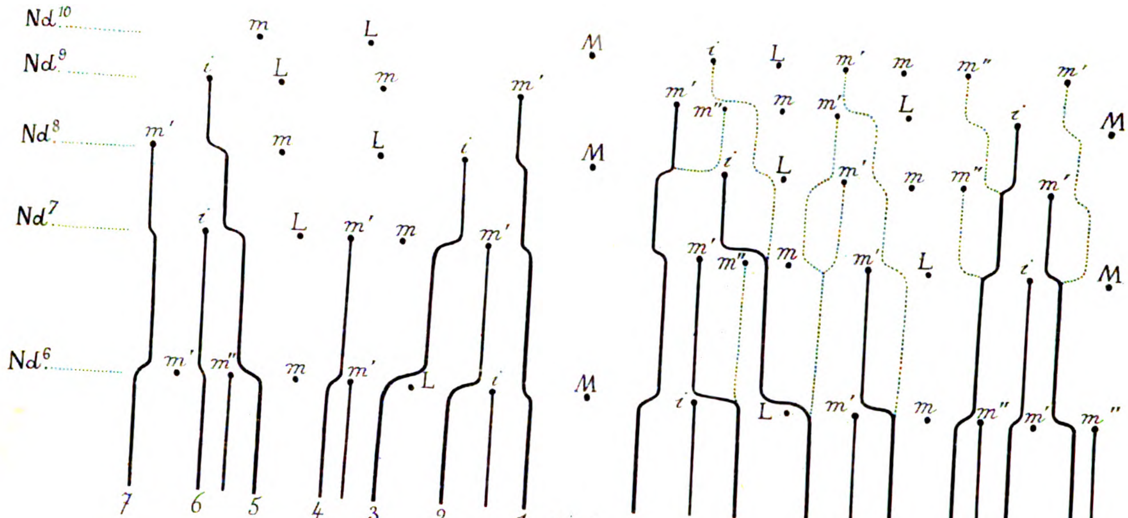
TRADESCANTIA VIRGINICA L.

PARCOURS DES FAISCEAUX DANS LES TIGES.

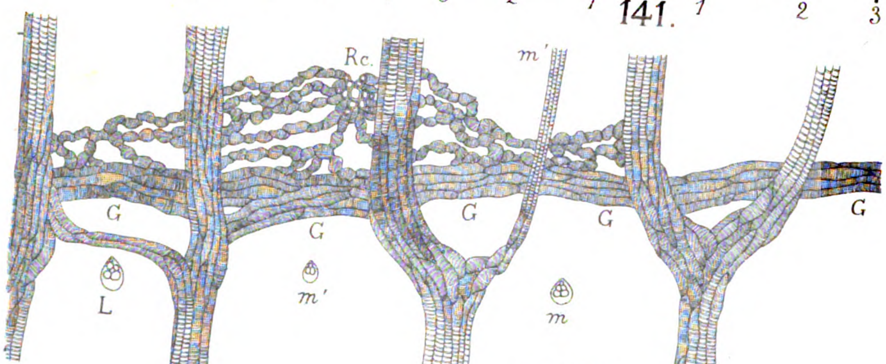
Digitized by Google

Digitized by Google

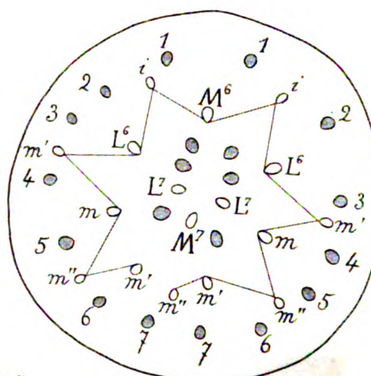
Digitized by Google



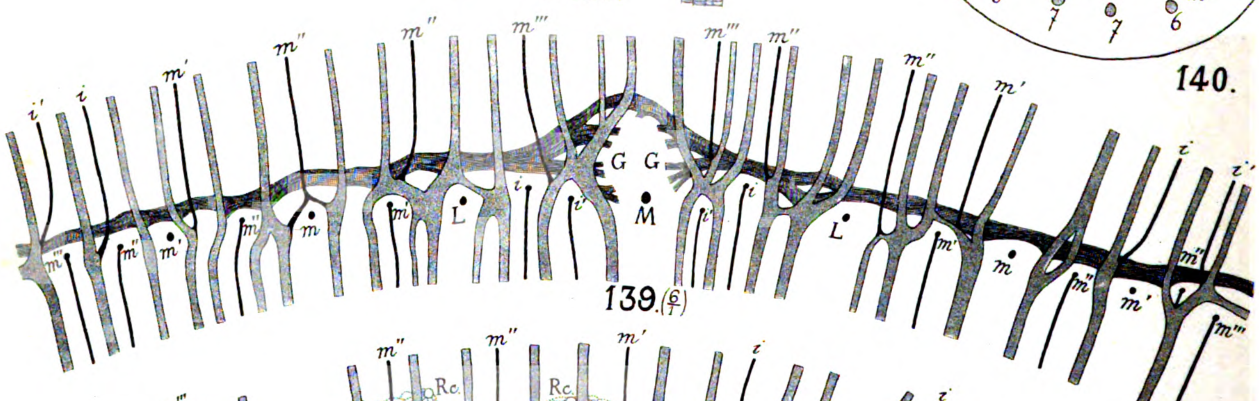
141.



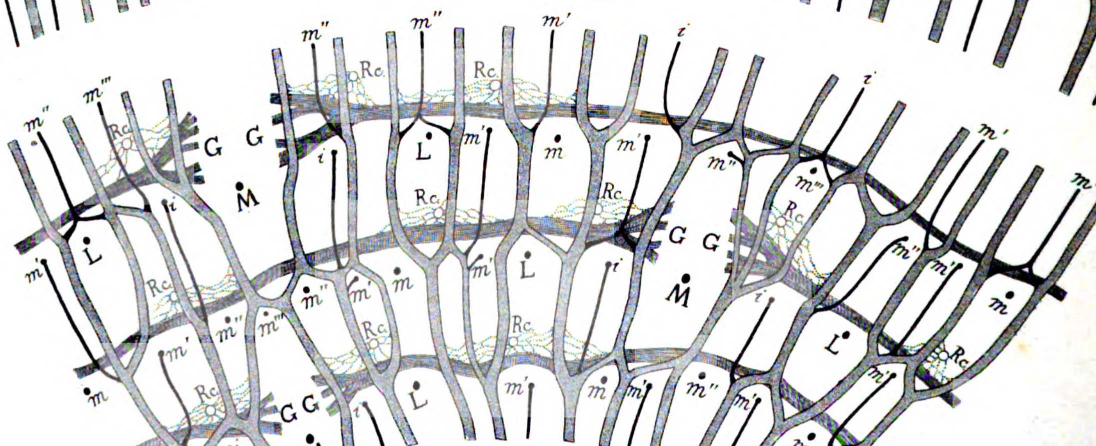
138. (22/1)



140.



139. (6/1)



137. (6/1)

A. Gravis ad nat. del.

L. Goffart lith. Bruxelles

TRADESCANTIA VIRGINICA L.

PARCOURS DES FAISCEAUX DANS LES TIGES.

Digitized by Google

PLANCHE X.

TRADESCANTIA VIRGINICA L.

PARCOURS DES FAISCEAUX DANS LES TIGES.

Fig. 137. Région périphérique étalée de trois segments souterrains montrant le parcours des faisceaux externes tant foliaires qu'anastomotiques (pp. 68 et 69).

— 138. Une partie de la préparation précédente grossie davantage, montrant l'insertion d'une racine adventive (p. 87).

— 139. Région périphérique étalée d'un segment aérien montrant le parcours des faisceaux externes tant foliaires qu'anastomotiques (p. 70).

— 140. Entrenœud 6 d'un bourgeon détaché du rhizome : tous les faisceaux sont à l'état procambial (p. 71).

— 141. Parcours des faisceaux externes, tant foliaires qu'anastomotiques, dans le bourgeon qui a fourni la coupe précédente (pp. 71 et 72).

Digitized by Google

PLANCHE XI.

TRADESCANTIA FLUMINENSIS Vell.

PARCOURS DES FAISCEAUX DANS LES TIGES.

Fig. 142. Entrenœud 4 d'une tige extrêmement grêle (pp. 91 et 94).

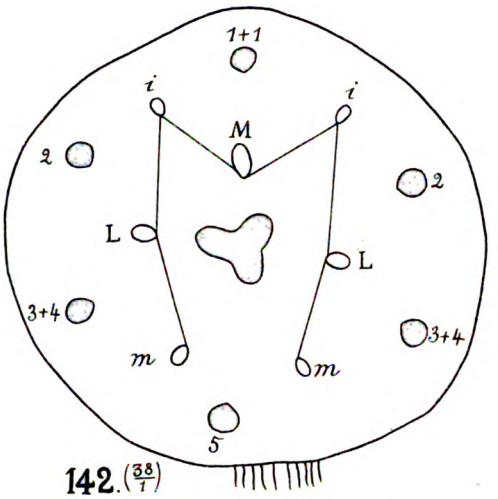
— 143. Entrenœud 4 d'une tige plus vigoureuse (p. 91).

— 144. Entrenœud qui précède la hampe. On tiendra compte de ce que ce dessin est fait à un grossissement moitié moindre que celui des deux précédents (p. 91).

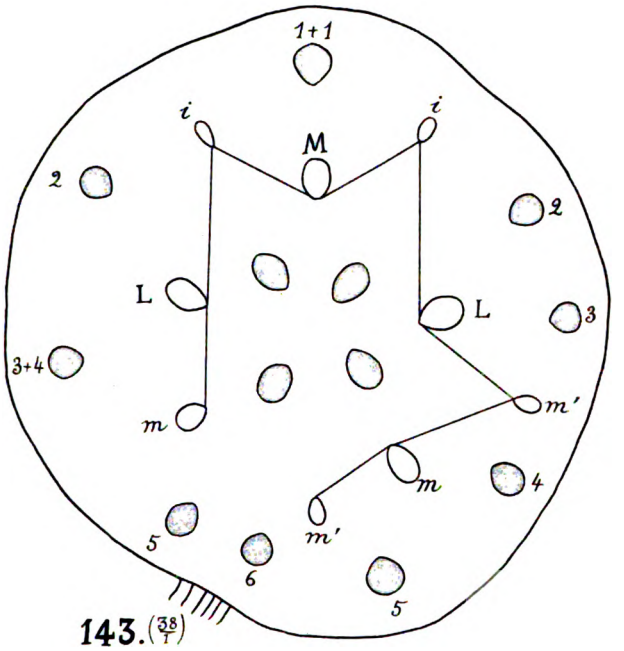
— 145. Coupe dans le nœud 4 au niveau où l'on voit les faisceaux ($i\,i\,m'$) 5 en rapport avec les anastomotiques externes. L'entrenœud correspondant est représenté par la figure 143 (p. 98).

— 146. Schéma de la section longitudinale du sommet végétatif (pp. 97 et 98.)

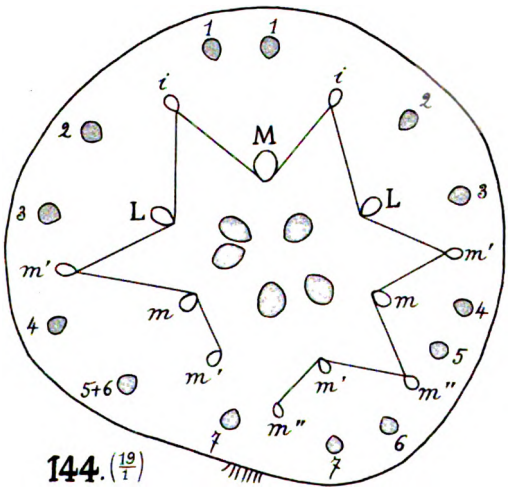
Digitized by Google



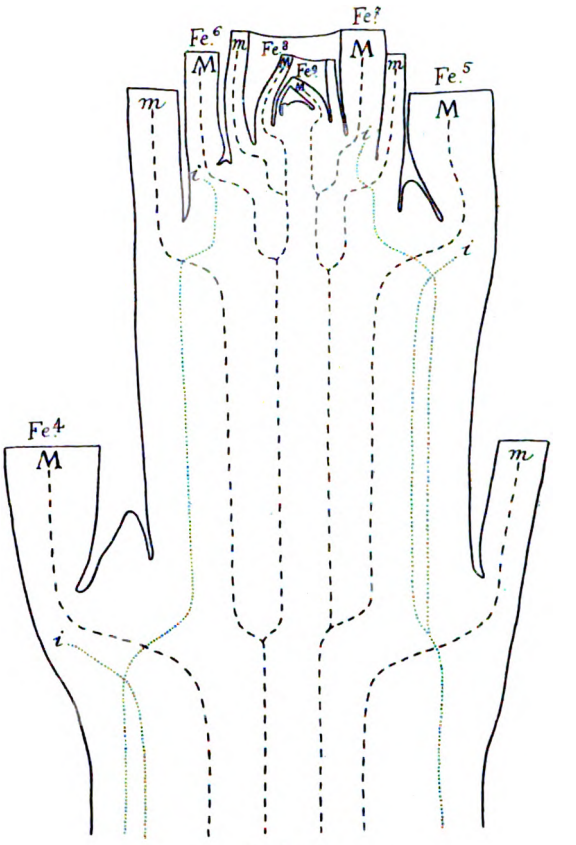
142. $(\frac{38}{1})$



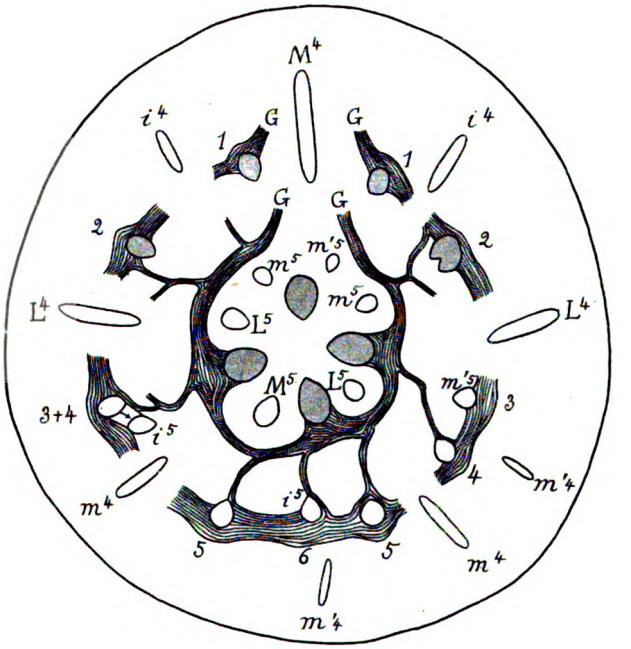
143. $(\frac{38}{1})$



144. $(\frac{19}{1})$



146. $(\frac{25}{1})$



145. $(\frac{38}{1})$

A. Craves ad nat. del

J. L. Goffart lith. Bruxelles

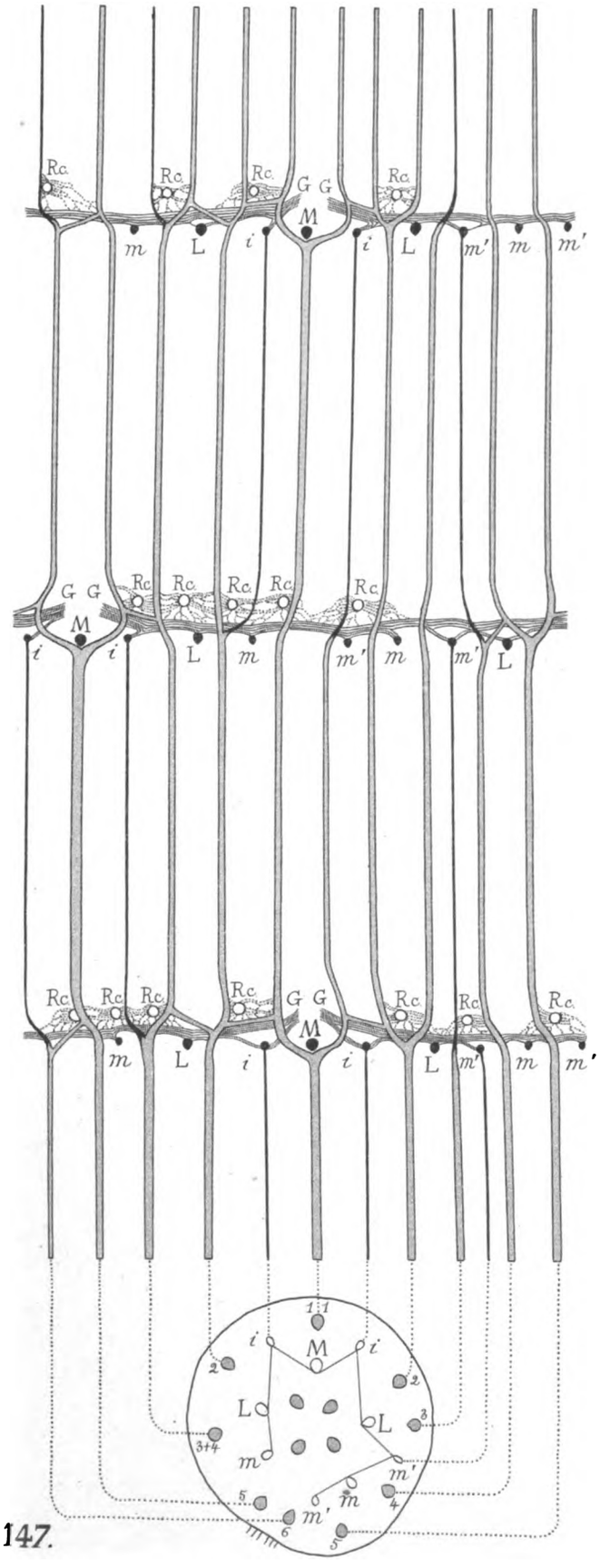
TRADESCANTIA FLUMINENSIS VELL.

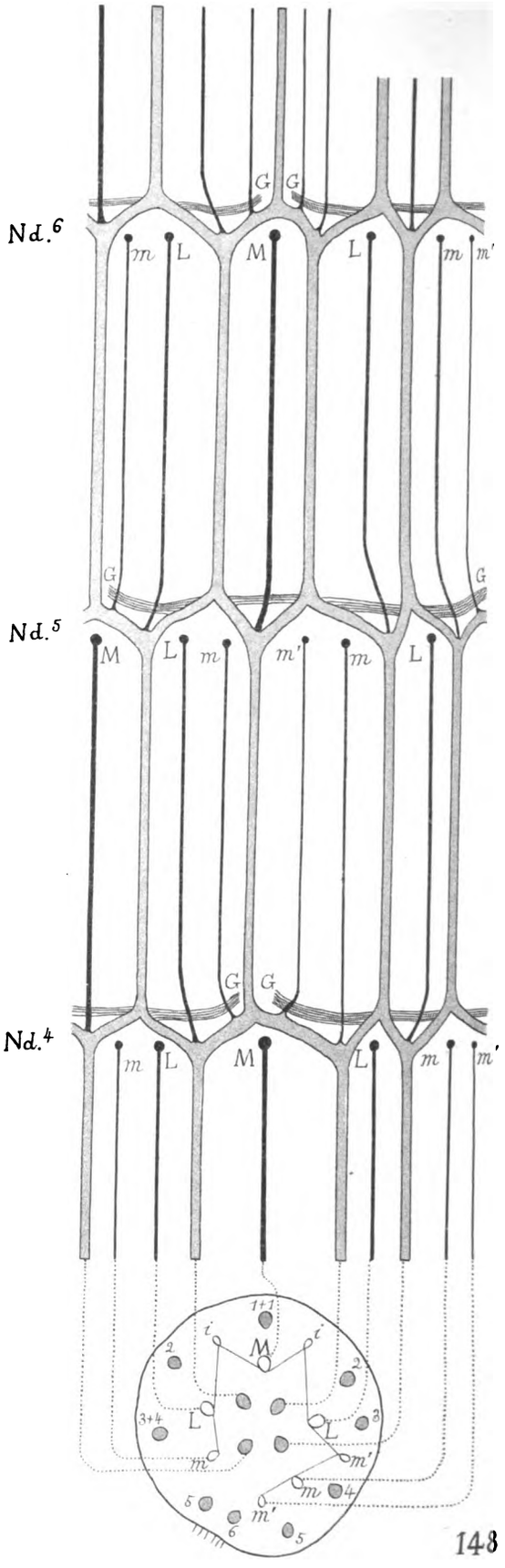
TIGES.

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google





TRADESCANTIA FLUMINENSIS VELL.
TIGES.

Digitized by Google

PLANCHE XII.

TRADESCANTIA FLUMINENSIS Vell.

PARCOURS DES FAISCEAUX DANS LES TIGES (pp. 96 à 98).

FIG. 147. Développement graphique des faisceaux externes, tant foliaires qu'anastomotiques, des segments 4, 5 et 6.

— 148. Idem des faisceaux internes, tant foliaires qu'anastomotiques, des mêmes segments.

Digitized by Google

PLANCHE XIII.

TRADESCANTIA VIRGINICA L.

HISTOLOGIE DES TIGES.

Vers le bas de la portion aérienne d'une tige primaire (pp. 99 et 100).

FIG. 149. Faisceau M.

— 150. Un faisceau anastomotique interne.

— 151. Coupe longitudinale d'un faisceau semblable.

— 152. Deux faisceaux anastomotiques internes fusionnés par leur partie ligneuse.

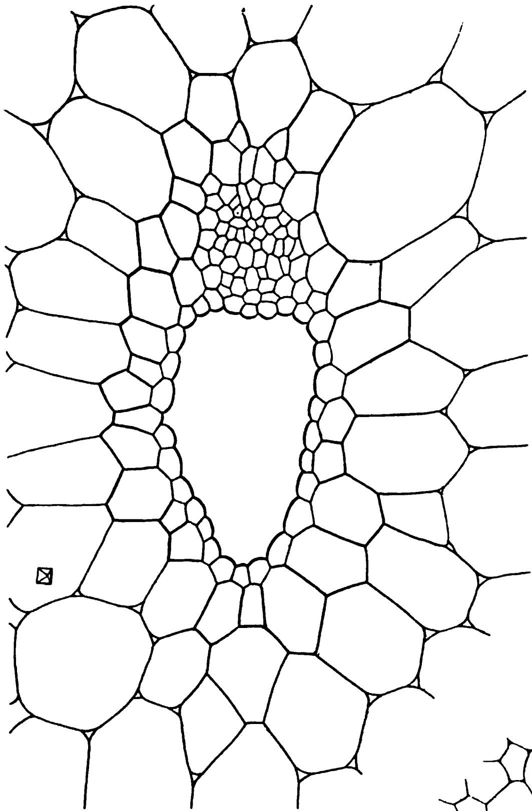
— 153. Trois faisceaux anastomotiques internes fusionnés par leur partie libérienne.

— 154. Un faisceau anastomotique interne contenant des thylles dans la lacune.

— 155. Coupe longitudinale d'un faisceau semblable : la lacune est remplie de thylles avec débris de trachées.

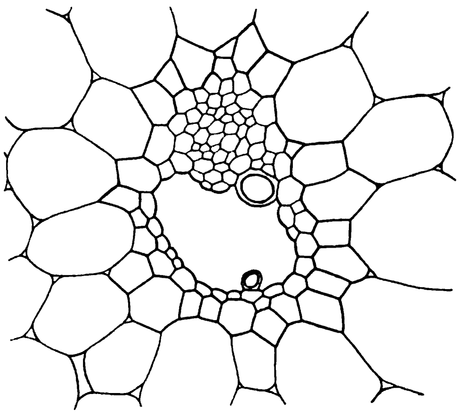
— 156. Début de la formation des thylles.

Digitized by Google

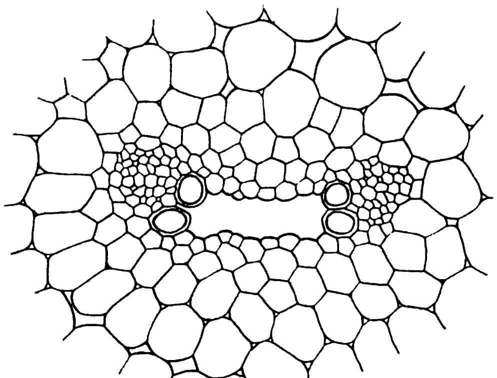


149. (120/1)

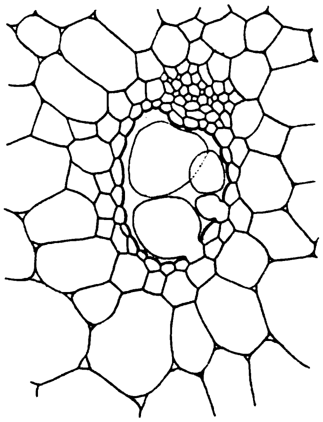
156. (120/1)



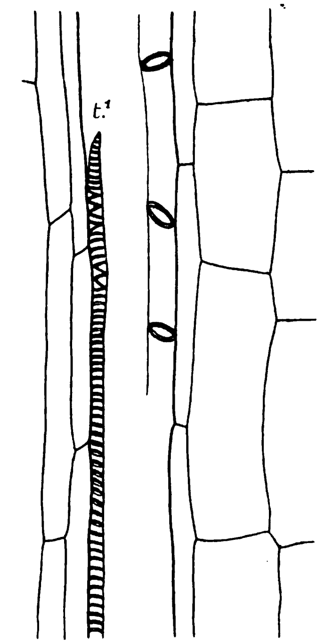
150. (120/1)



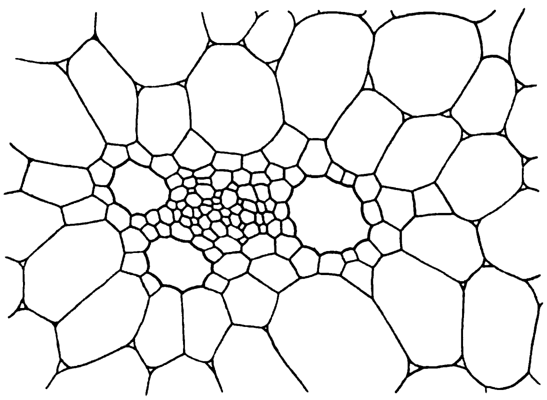
152. (120/1)



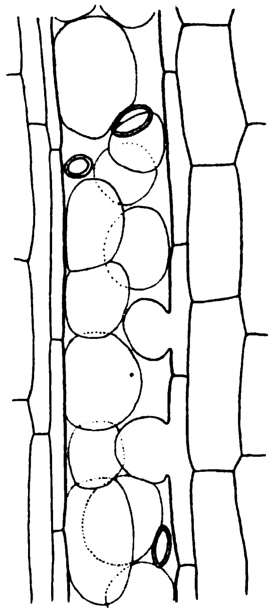
154. (120/1)



151. (120/1)



153. (120/1)



155. (120/1)

A. Gravis ad nat. del. a L. Geffart lith. Bruxelles

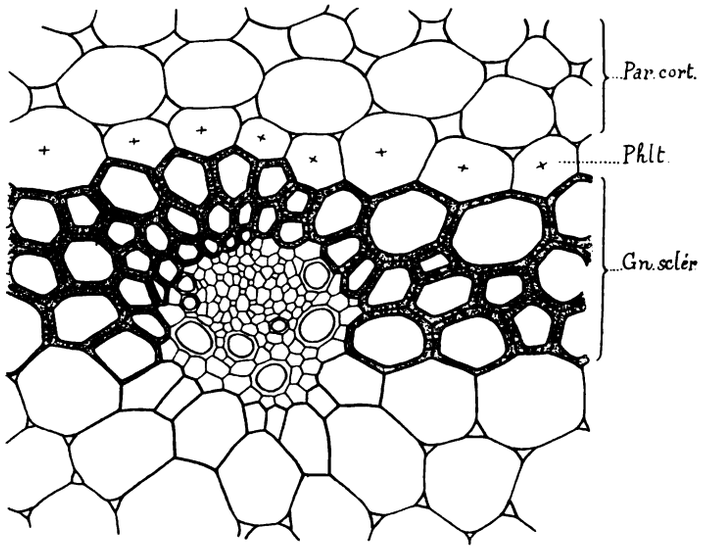
TRADESCANTIA VIRGINICA L.

HISTOLOGIE DES TIGES.

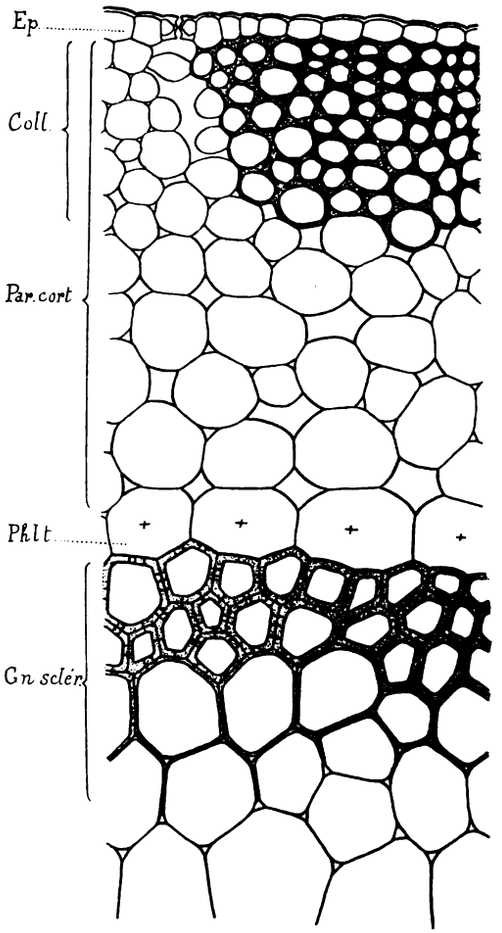
Digitized by Google

Digitized by Google

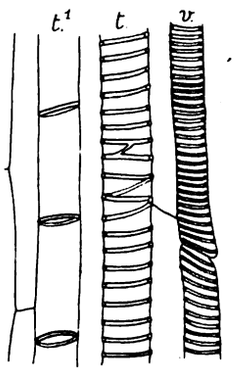
Digitized by Google



157. $(\frac{120}{1})$

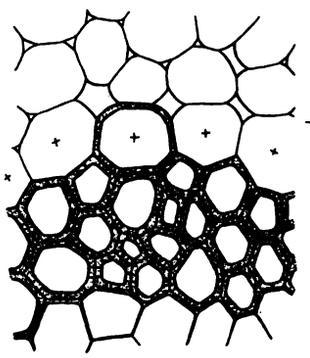


160. $(\frac{120}{1})$



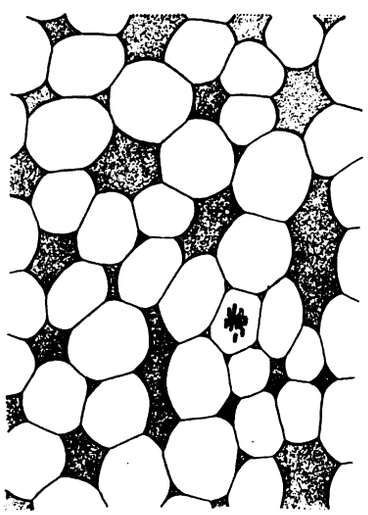
158. $(\frac{120}{1})$

159. $(\frac{120}{1})$

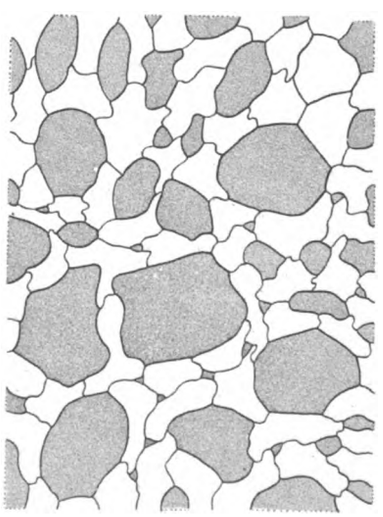


163. $(\frac{120}{1})$

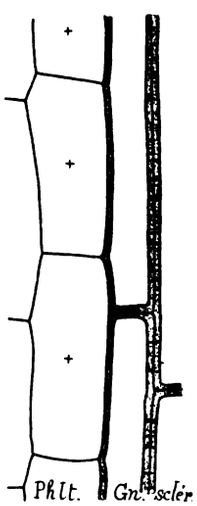
164. $(\frac{120}{1})$



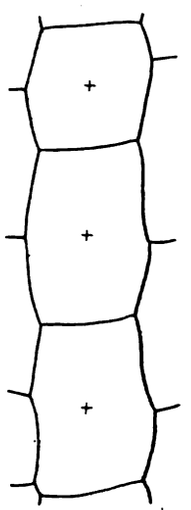
165. $(\frac{100}{1})$



166. $(\frac{100}{1})$



161. $(\frac{120}{1})$



162. $(\frac{120}{1})$

TRADESCANTIA VIRGINICA L.

HISTOLOGIE DES TIGES.

Digitized by Google

PLANCHE XIV.

TRADESCANTIA VIRGINICA L.

HISTOLOGIE DES TIGES.

Vers le bas de la portion aérienne d'une tige primaire (pp. 100 à 103).

Fig. 157. Un faisceau anastomotique externe.

— 158. Éléments ligneux d'un faisceau semblable en coupe longitudinale.

— 159. Extrémité ouverte d'une cellule vasculaire dissociée par la macération de Schultze.

— 160. Coupe transversale des tissus du système fondamental.

— 161. Cellules du phlœoterme dans une coupe radiale.

— 162. Les mêmes dans une coupe tangentielle.

— 163. Phlœoterme dont une cellule est sclérifiée.

— 164. La cellule sclérifiée du phœoterme ci-dessus en coupe tangentielle.

— 165. Parenchyme interfasciculaire d'une tige gorgée d'eau . . . . . } (p. 146).

— 166. Le même de la même tige détachée et tenue à sec depuis cinq jours. }

N. B. — Dans ces deux dernières figures, les méats sont teintés pour faciliter leur comparaison.

Digitized by Google

PLANCHE XV.

TRADESCANTIA VIRGINICA L.

HISTOLOGIE DES TIGES.

Dans la portion souterraine d'une tige primaire (pp. 104 et 105).

Fig. 167. Faisceau M.

— 168. Un faisceau anastomotique interne.

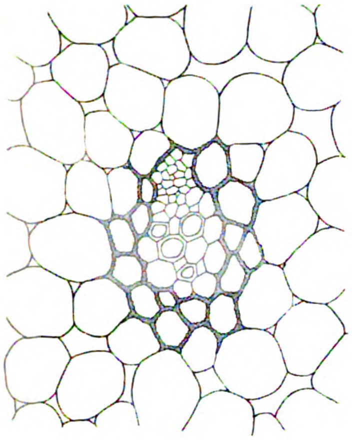
— 169. Un faisceau anastomotique externe et tissus du système fondamental.

— 170. Région corticale montrant les débris du parenchyme primitif et de l'épiderme mortifiés.

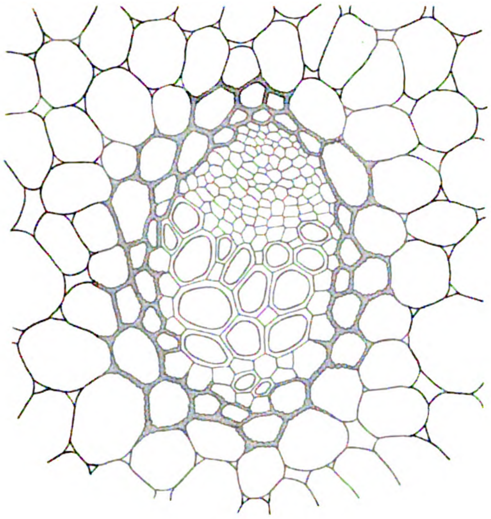
— 171. Coupe radiale passant par l'arc endodermique de la figure 169.

— 172. Coupe tangentielle du même.

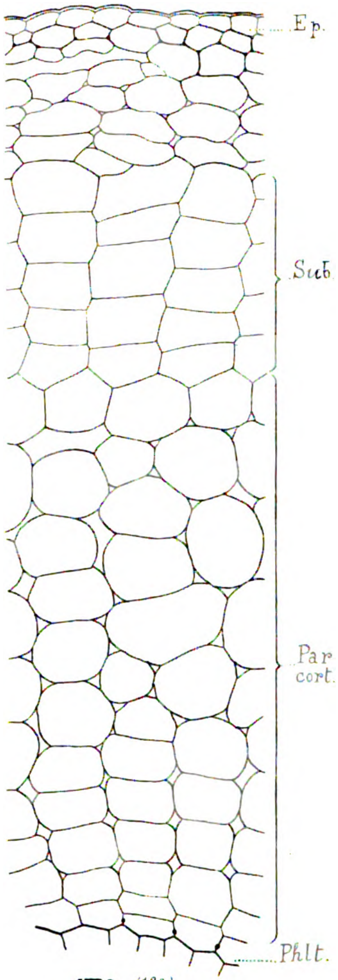
Digitized by Google



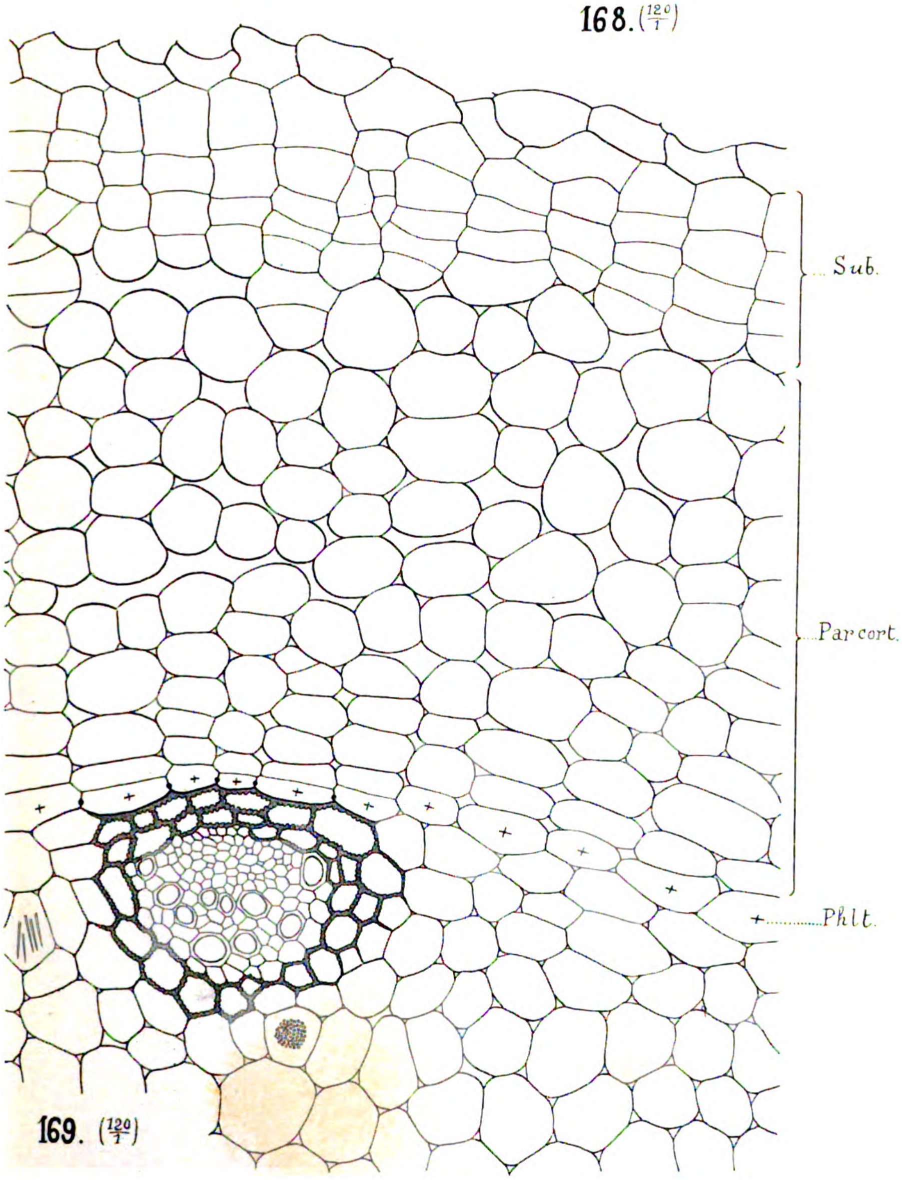
167. (120/1)



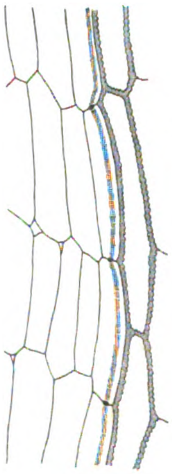
168. (120/1)



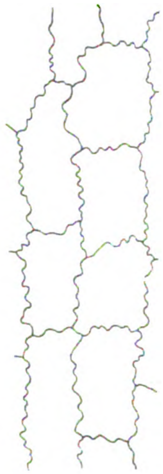
170. (120/1)



169. (120/1)



171. (120/1)



172. (120/1)

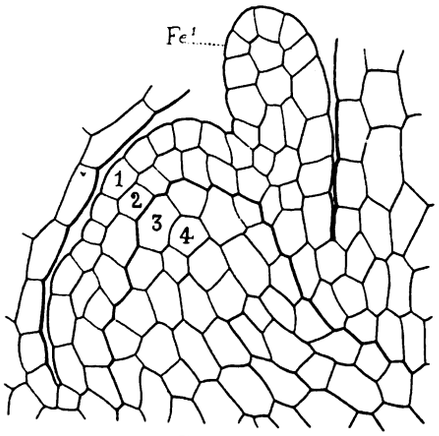
A. Gravis ad nat. del.　　　　J. L. Goffart imp. Bruxelles

TRADESCANTIA VIRGINICA L.
HISTOLOGIE DES TIGES.

Digitized by Google

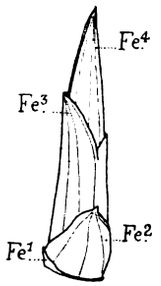
Digitized by Google

Digitized by Google

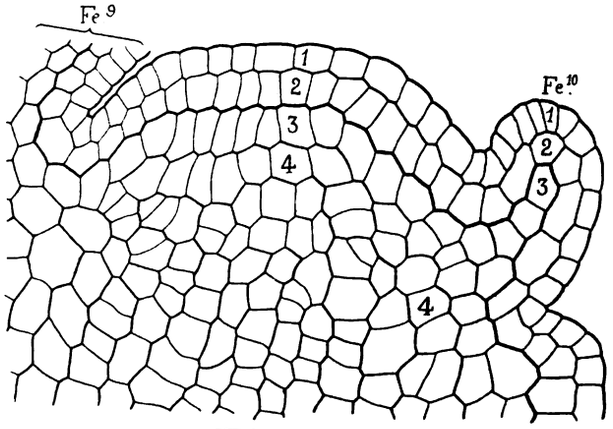


178. $(\frac{200}{1})$

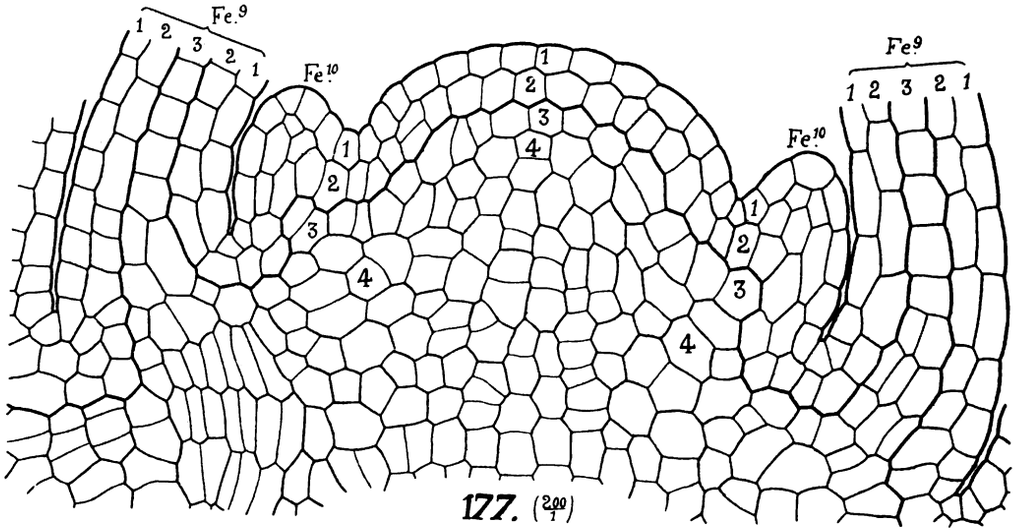
173. $(\frac{1}{1})$



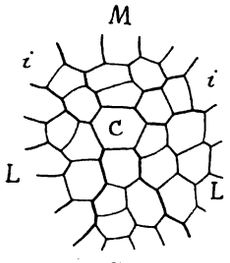
174. $(\frac{1}{1})$



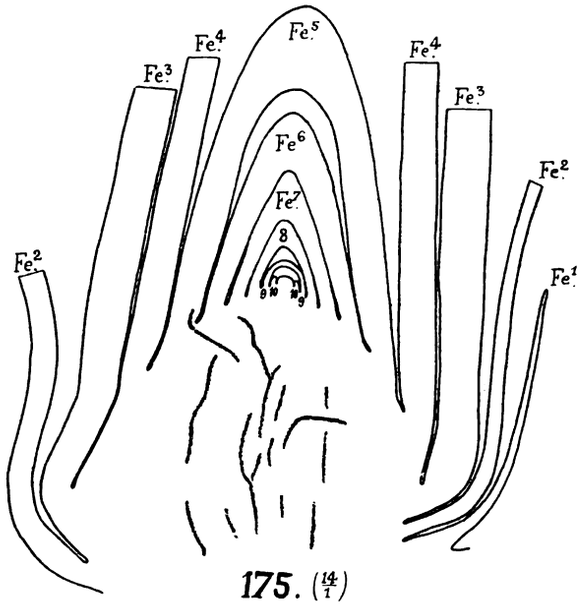
176. $(\frac{200}{1})$



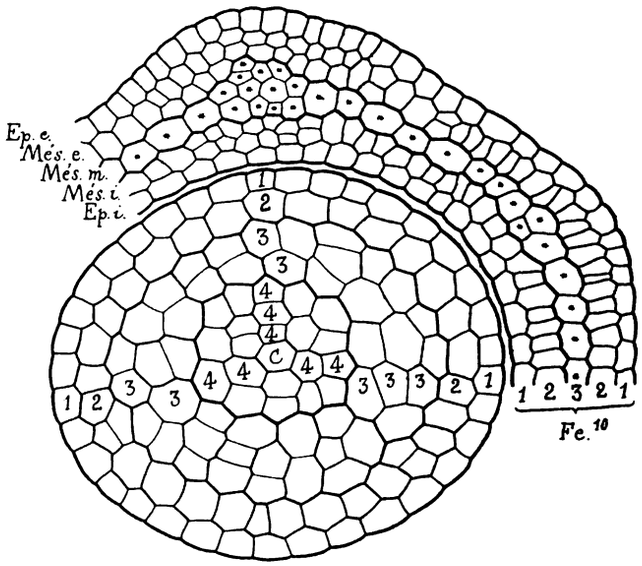
177. $(\frac{200}{1})$



179. $(\frac{200}{1})$



175. $(\frac{14}{1})$



180. $(\frac{200}{1})$

TRADESCANTIA VIRGINICA L.

HISTOGENÈSE DES TIGES.

Digitized by Google

PLANCHE XVI.

TRADESCANTIA VIRGINICA L.

HISTOGENÈSE DES TIGES.

Tige primaire à l'état de bourgeon (pp. 110 à 112).

Fig. 173 et 174. Deux gros bourgeons détachés du rhizome et vus extérieurement.

— 175. Coupe longitudinale d'ensemble de l'un de ces bourgeons.

— 176. Sommet végétatif sectionné suivant le plan de symétrie de la feuille 10.

— 177. Sommet végétatif sectionné dans une direction perpendiculaire au plan de symétrie de la feuille 10.

— 178. Section longitudinale du petit bourgeon situé à l'aisselle de la feuille 5 de l'un des gros bourgeons.

— 179. Coupe transversale du dermatogène correspondant aux figures 176 et 177.

— 180. Coupe transversale du méristème et de la feuille 10 correspondant à ces mêmes figures.

Digitized by Google

PLANCHE XVII.

TRADESCANTIA VIRGINICA L.

HISTOGENÈSE DES TIGES.

Tige primaire à l'état de bourgeon (pp. 112 à 114).

Fig. 181 à 185. Coupes transversales dans un gros bourgeon semblable à celui de la figure 173.

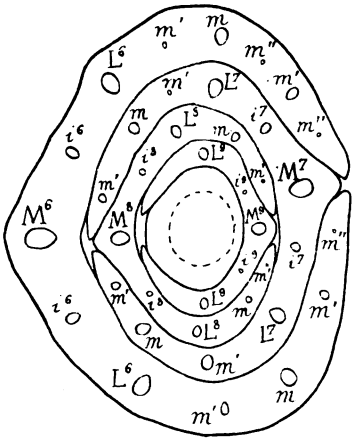
— 186. Un faisceau au stade procambial.

— 187. Différenciation libéro-ligneuse et apparition d'une zone cambiale.

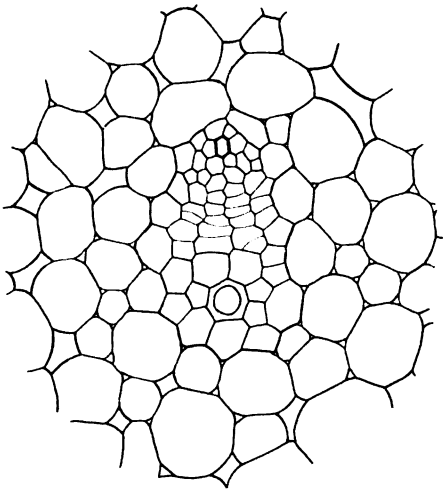
— 188. Le cambium s'éteint rapidement.

— 189. Différenciation des tissus du système fondamental.

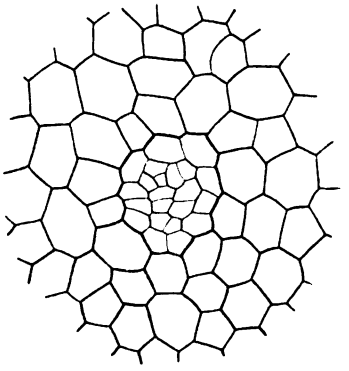
Digitized by Google



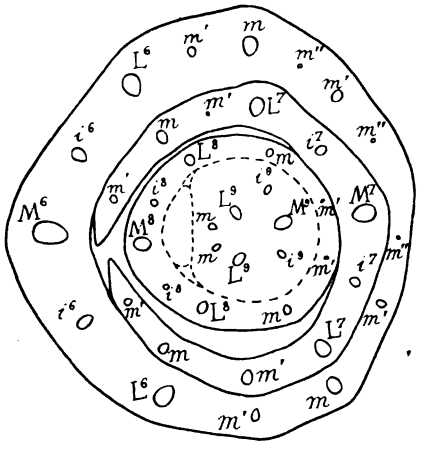
181. $(\frac{36}{1})$



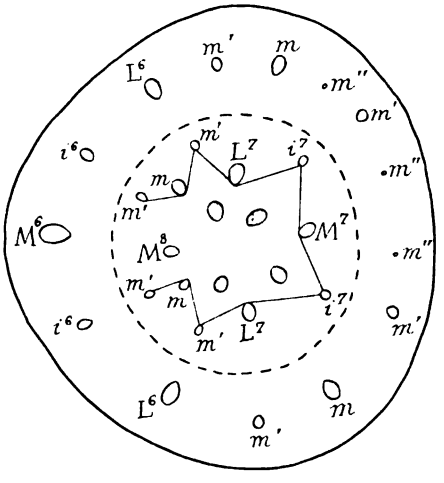
187. $(\frac{200}{1})$



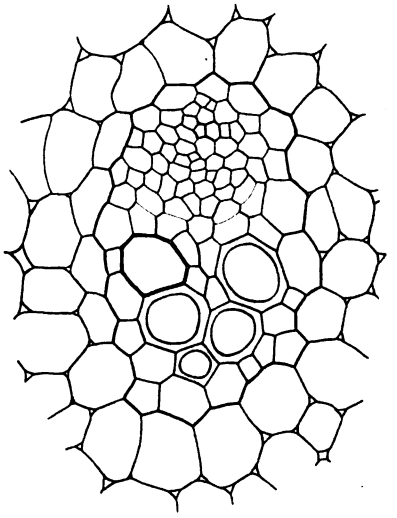
186. $(\frac{200}{1})$



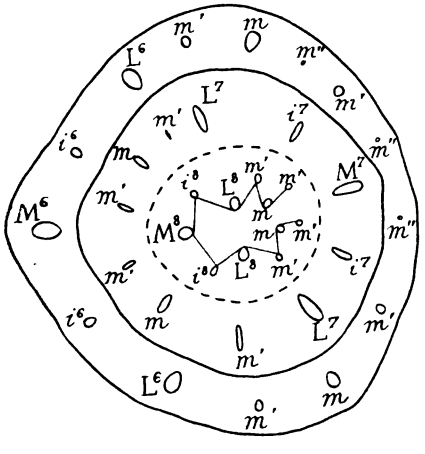
182. $(\frac{36}{1})$



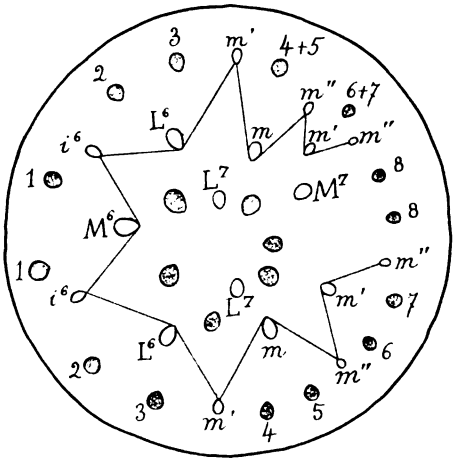
184. $(\frac{36}{1})$



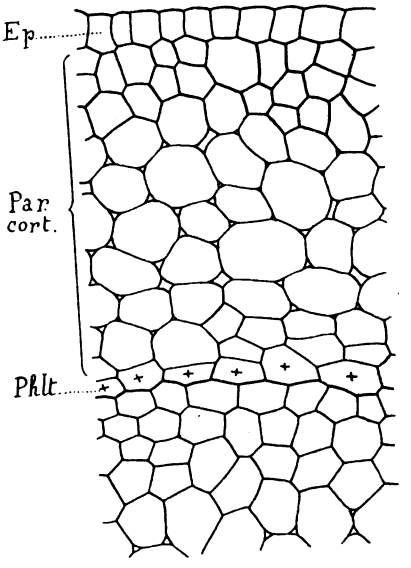
188. $(\frac{200}{1})$



183. $(\frac{36}{1})$



185. $(\frac{36}{1})$



189. $(\frac{200}{1})$

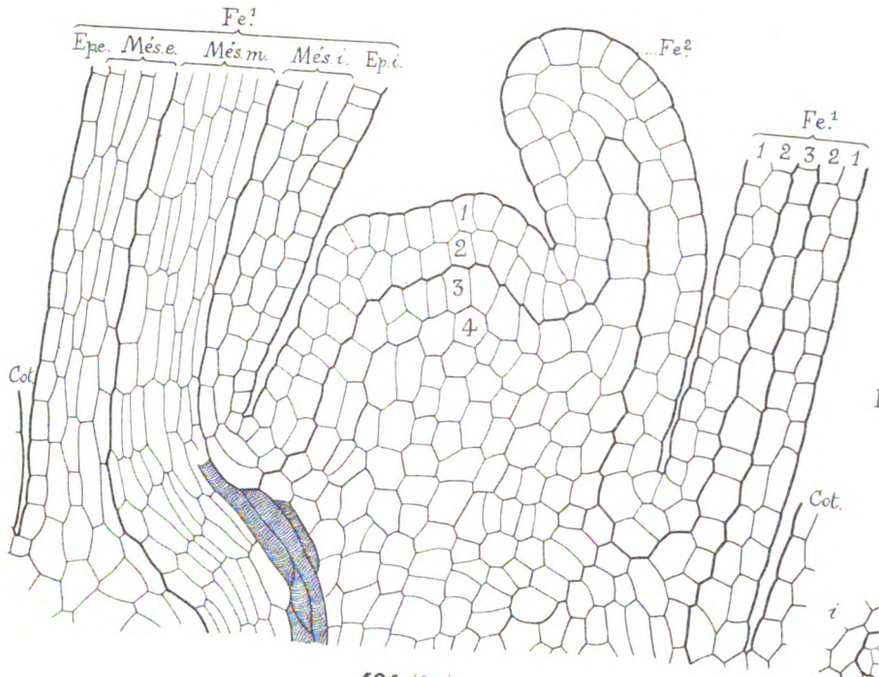
TRADESCANTIA VIRGINICA L.

HISTOGENÈSE DES TIGES.

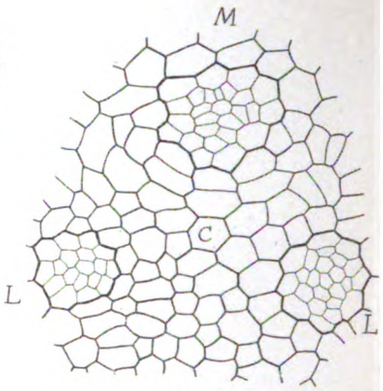
Digitized by Google

Digitized by Google

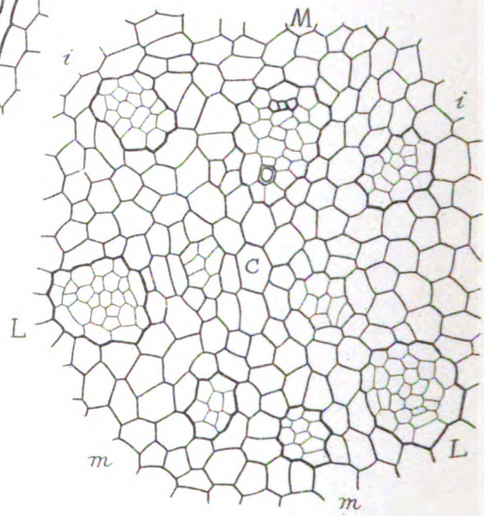
Digitized by Google



191. $(\frac{200}{1})$

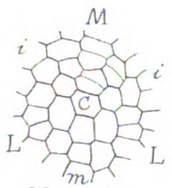


196. $(\frac{200}{1})$

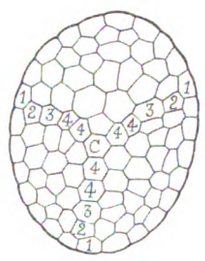


197. $(\frac{200}{1})$

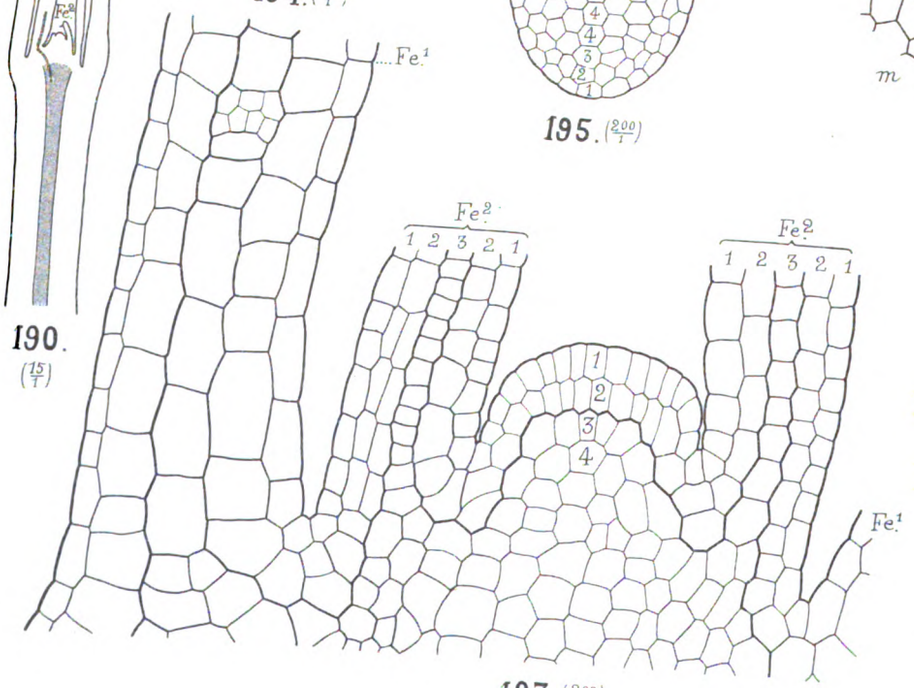
190. $(\frac{15}{1})$



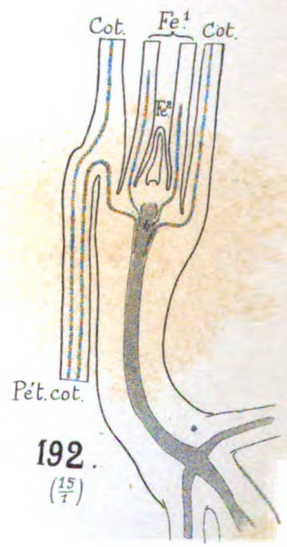
194. $(\frac{200}{1})$



195. $(\frac{200}{1})$



193. $(\frac{200}{1})$



192. $(\frac{15}{1})$

TRADESCANTIA VIRGINICA L.
HISTOGENÈSE DES TIGES.

Digitized by Google

PLANCHE XVIII.

TRADESCANTIA VIRGINICA L.

HISTOGENÈSE DES TIGES.

Tige principale à l'état de bourgeon (pp. 114 et 115).

Fig. 190. Coupe longitudinale d'une plantule suivant le plan de symétrie de la feuille 1.

— 191. Sommet végétatif de la précédente grossi davantage.

— 192. Coupe longitudinale d'une plantule suivant le plan perpendiculaire au plan de symétrie de la feuille 1.

— 193. Sommet végétatif de la précédente, grossi davantage.

— 194. Dermatogène d'une très jeune plantule, vu de face.

— 195. Coupe transversale du méristème de la même.

— 196. Les trois faisceaux du segment 3 d'une plantule plus âgée.

— 197. Les neuf faisceaux du segment 3 d'une plantule plus âgée encore.

Digitized by Google

PLANCHE XIX.

TRADESCANTIA VIRGINICA L.

NERVATION DES FEUILLES.

Fig. 198. Sommet de la feuille 1 d'une tige principale (p. 152).

— 199. Sommet de l'une des feuilles les plus larges d'une tige primaire (p. 152).

— 200. Préfeuille fendue par l'accroissement de la tige secondaire qu'elle enveloppait (p. 160).

— 201 et 202. Préfeuilles fendues longitudinalement et étalées (p. 152).

— 203. Préfeuille jeune encore laissée intacte et rendue transparente (p. 159).

— 204 et 205. Coupes transversales vers la base et vers le sommet d'une préfeuille à deux nervures (p. 160).

— 206 et 207. Idem d'une préfeuille à trois nervures (p. 160).

— 208. Coupe à la base d'une préfeuille à sept nervures (p. 161).

— 209. Jeune bourgeon de la région aérienne d'une tige primaire.

— 210 et 211. Deux bourgeons semblables plus développés : l'un porte la préfeuille à droite, l'autre à gauche (p. 160).

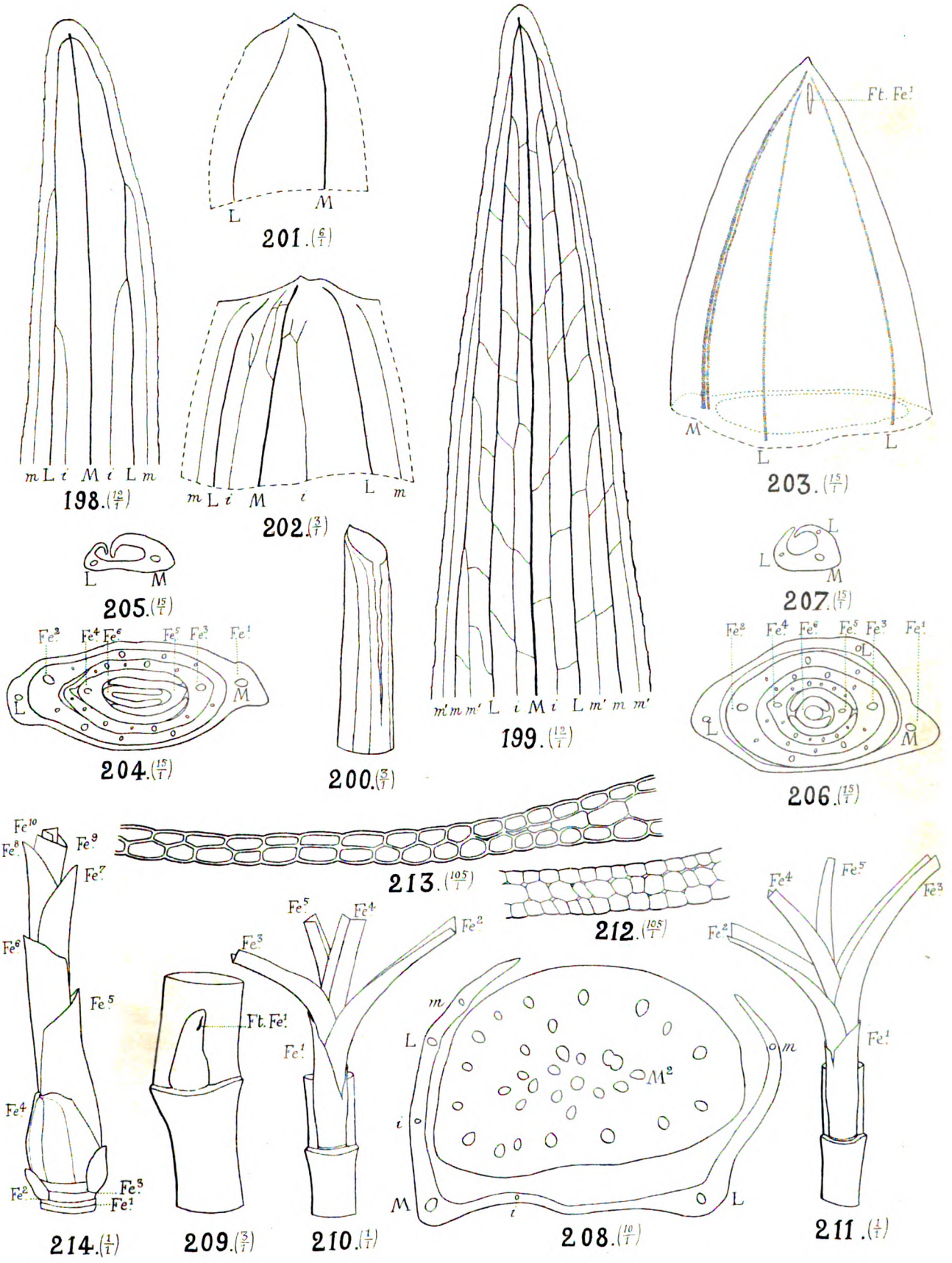
— 212. Coupe transversale d'une préfeuille à l'endroit où son mésophylle ne comprend qu'une seule assise cellulaire (p. 160).

— 213. Idem d'une autre préfeuille à l'endroit où le mésophylle manque entièrement (p. 161).

— 214. Pousse détachée du rhizome au printemps : les trois premières feuilles sont détruites (p. 159).

N. B. — Les figures 204 à 208, 212 et 213 sont orientées par rapport à la tige mère supposée vers le bas de la planche.

Digitized by Google



A Gravis ad nat. del

J L Goffart lith. Bruxelles

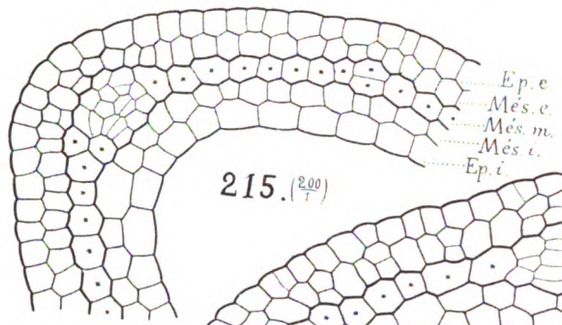
TRADESCANTIA VIRGINICA L.

NERVATION DES FEUILLES.

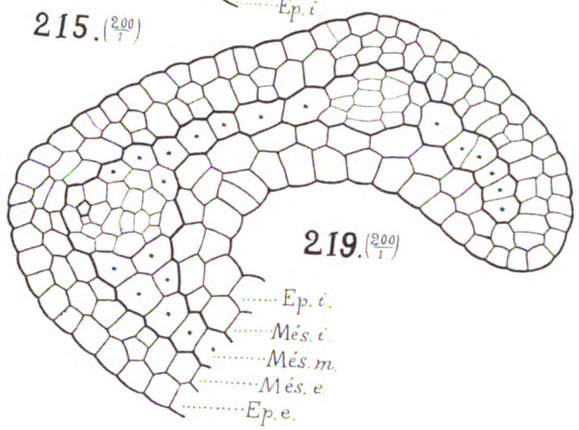
Digitized by Google

Digitized by Google

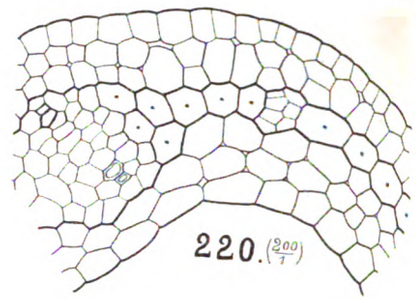
Digitized by Google



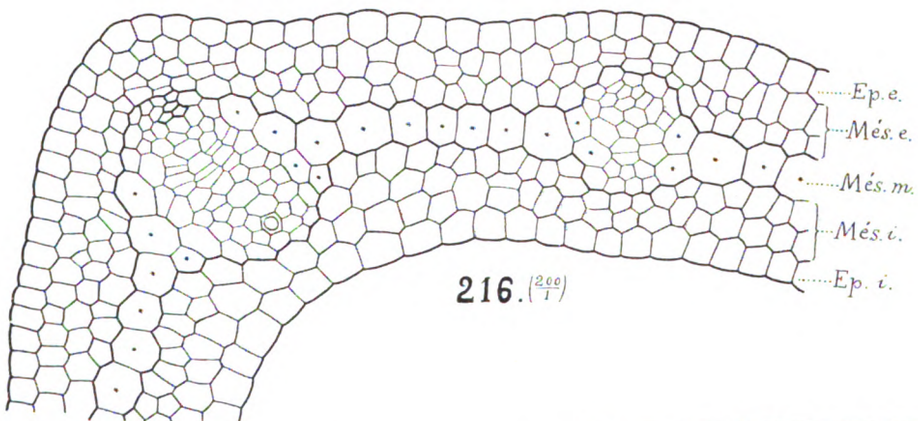
215. $(\frac{200}{1})$



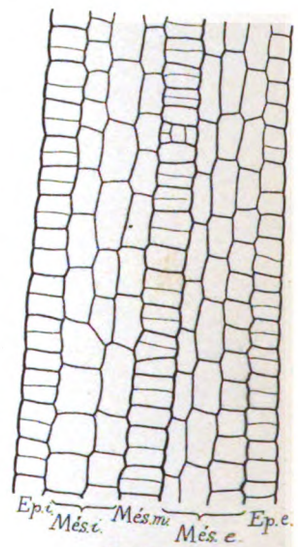
219. $(\frac{200}{1})$



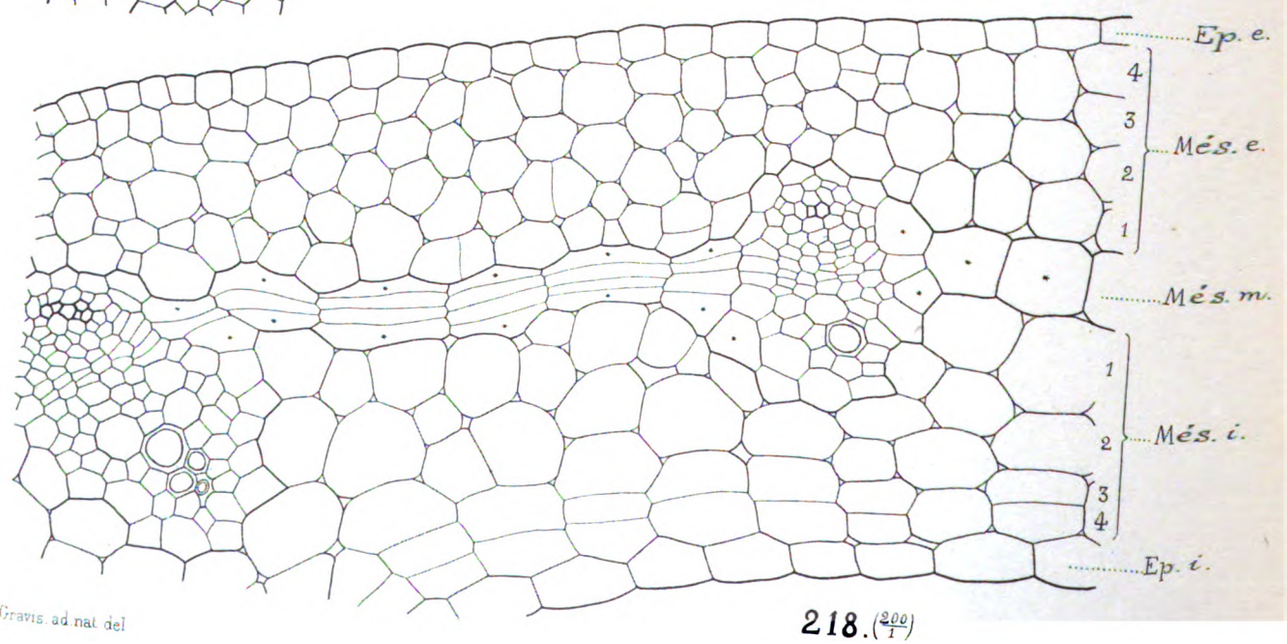
220. $(\frac{200}{1})$



216. $(\frac{200}{1})$



217. $(\frac{200}{1})$



A. Gravis. ad. nat. del

218. $(\frac{200}{1})$

TRADESCANTIA VIRGINICA L.
HISTOGENÈSE DES FEUILLES.

J. L. Boffart lith. Bruxelles

Digitized by Google

PLANCHE XX.

TRADESCANTIA VIRGINICA L.

HISTOGENÈSE DES FEUILLES.

Feuilles de la portion aérienne d'une tige primaire (p. 153).

FIG. 215. Premier stade.

— 216. Deuxième stade.

— 217. Idem en coupe longitudinale.

— 218. Troisième stade.

Feuille 1 *de la tige principale* (p. 154).

— 219. Feuille 1 très jeune.

— 220. Feuille 1 plus âgée.

Digitized by Google

PLANCHE XXI.

TRADESCANTIA VIRGINICA L.

HISTOLOGIE DES FEUILLES.

Feuilles de la portion aérienne d'une tige primaire (pp. 151 à 158).

Fig. 221. Ensemble de la moitié du limbe d'une feuille adulte choisie parmi les plus larges.

— 222. Une portion de la coupe précédente grossie davantage.

— 223. Coupe longitudinale radiale passant par une nervure.

— 224. Idem passant entre les nervures.

— 225. Coupe longitudinale tangentielle passant par le mésophylle interne.

— 226. Idem passant par le mésophylle moyen.

— 227. Idem passant par le mésophylle externe.

— 228. Épiderme interne vu de face entre les nervures *i'* et L.

— 229. Épiderme externe idem.

— 230^{a,b,c}. Sections transversales de trois stomates montrant les divers degrés d'hydratation des parois cellulaires (p. 186).

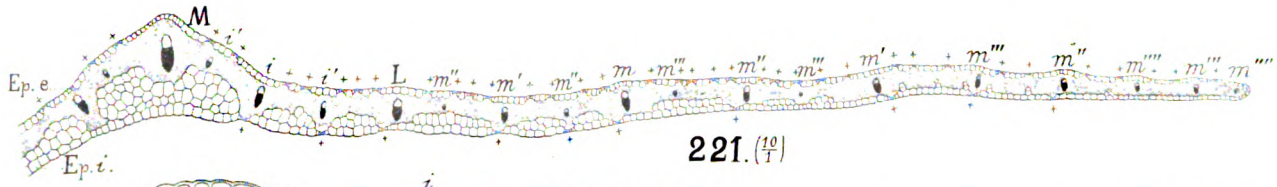
— 231. Coupe transversale dans la gaine de la feuille dont le limbe a fourni la coupe de la figure 222.

Feuille $\frac{1}{4}$ *de la tige principale* (pp. 158 et 159).

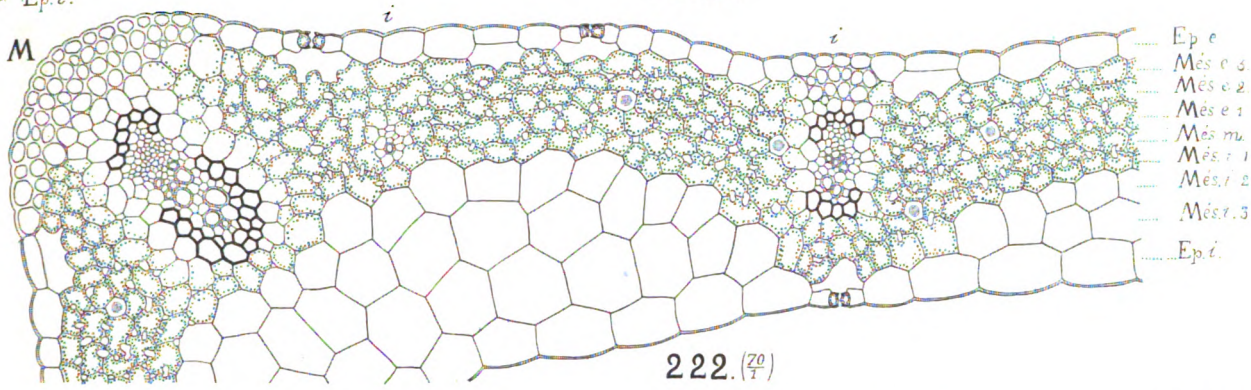
— 232. Ensemble de la moitié du limbe d'une feuille $\frac{1}{4}$ adulte.

— 233. Une portion grossie davantage.

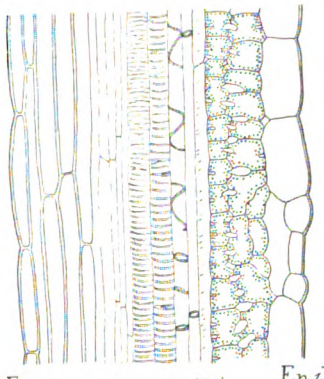
Digitized by Google



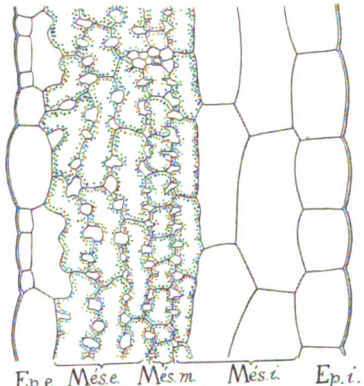
221. $(\frac{10}{1})$



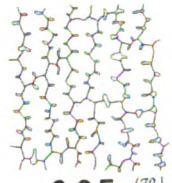
222. $(\frac{70}{1})$



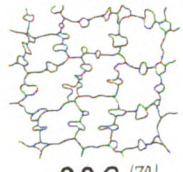
223. $(\frac{70}{1})$



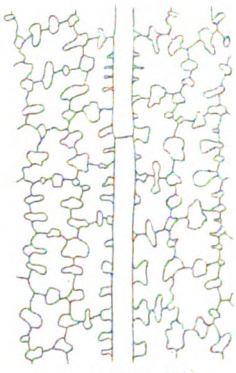
224. $(\frac{70}{1})$



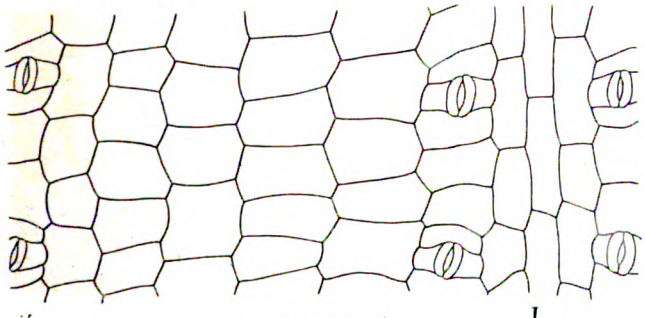
225. $(\frac{70}{1})$



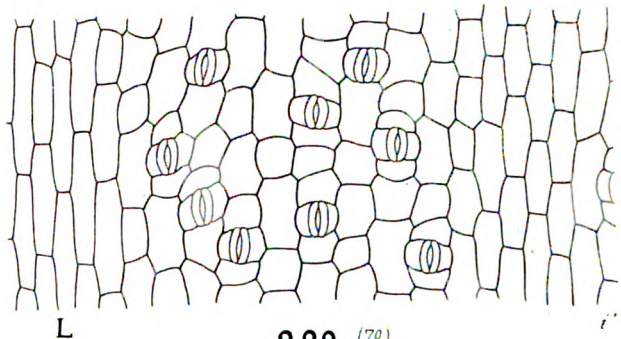
226. $(\frac{70}{1})$



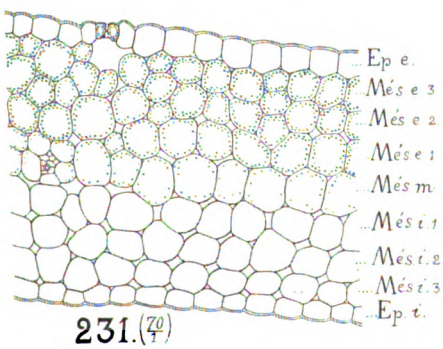
227. $(\frac{70}{1})$



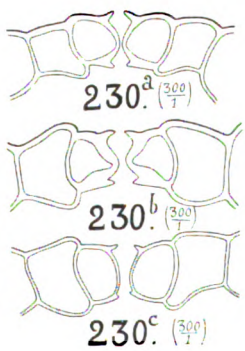
228. $(\frac{70}{1})$



229. $(\frac{70}{1})$



231. $(\frac{70}{1})$

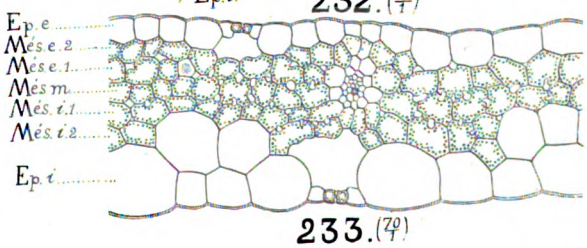


230.a $(\frac{300}{1})$

230.b $(\frac{300}{1})$

230.c $(\frac{300}{1})$

232. $(\frac{80}{1})$



233. $(\frac{70}{1})$

A. Gravis. ad nat. del.

J. L. Goffart. lith. Bruxelles

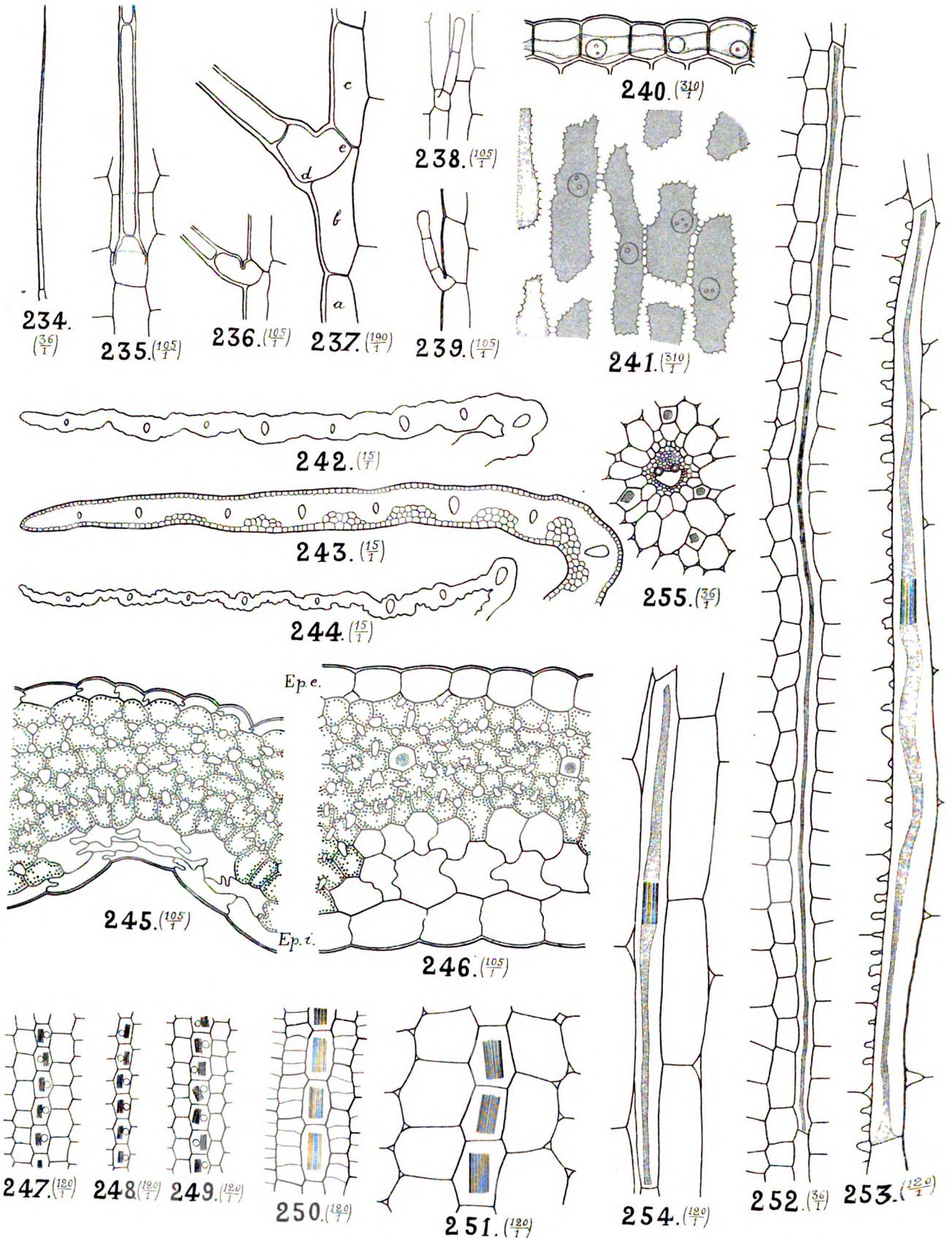
TRADESCANTIA VIRGINICA L.

HISTOGENÈSE DES FEUILLES

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google



TRADESCANTIA VIRGINICA L.

POILS, ÉPIDERME, HYPODERME, CELLULES A RAPHIDES.

Digitized by Google

PLANCHE XXII.

TRADESCANTIA VIRGINICA L.

Poils, épiderme, hypoderme.

Fig. 234 à 239. Poils des feuilles (pp. 157 et 158).

— 240 et 241. Continuité protoplasmique dans l'épiderme des feuilles (pp. 162 et 163).

— 242 à 244. Expériences sur la collabescence de l'épiderme et de l'hypoderme des feuilles (pp. 173 et 174). Dans la figure 243, toutes les cellules aquifères sont représentées, mais on n'a pu les indiquer dans les figures 242 et 244.

— 245. Portion grossie de la figure 242.

— 246. Portion grossie de la figure 243.

Cellules à raphides (pp. 129 à 135).

— 247 à 249. Cellules à raphides au moment de leur différenciation : elles proviennent respectivement d'un entrenœud aérien d'une tige primaire, du limbe d'une feuille et d'une racine (coupes longitudinales).

— 250. Idem d'une racine plus âgée.

— 251. Cellules à raphides d'une tige souterraine adulte (entrenœud long de 2^{mm}).

— 252. Idem d'une tige aérienne adulte (entrenœud long de 120^{mm}).

— 253. Idem du limbe d'une feuille adulte.

— 254. Idem d'une racine adulte.

— 255. Coupe transversale montrant quatre cellules à raphides dans le voisinage d'un faisceau d'une tige aérienne adulte.

N. B. — On ne perdra pas de vue que, par suite de leurs dimensions énormes, les cellules à raphides de la tige aérienne (fig. 252 et 255) ont été représentées à un grossissement moindre que les autres figures.

Digitized by Google

PLANCHE XXIII.

TRADESCANTIA VIRGINICA L.

ÉPIDERME, STOMATES ET HYPODERME DES FEUILLES.

Cellules épidermiques (pp. 178 à 184).

FIG. 256 à 258. Début de la plasmolyse dans des cellules de divers âges.

— 259. Cellule adulte morte après avoir séjourné trois jours dans l'eau.

— 260 et 261. Coupes optiques des cellules adultes vivantes (épiderme replié) montrant la déturgescence qui précède la plasmolyse.

— 262. Premiers symptômes de plasmolyse dans les cellules adultes.

— 263 à 266. Divers aspects de la plasmolyse dans les cellules adultes.

— 267. Déturgescence brusque dans la glycérine anhydre.

Cellules hypodermiques (p. 184).

— 268. Plasmolyse par KNO^3 à 4 %.

Cellules stomatiques (pp. 185 à 189).

— 269. Stomate ouvert observé dans KNO^3 à 1 %.

— 270. Le même, fermé par KNO^3 à 2 %.

— 271. Stomates fermés après un séjour de l'épiderme dans l'eau distillée pendant une heure.

— 272. Les mêmes ouverts par KNO^3 à 1 $^1/_2$ % environ.

— 273. Diamètre longitudinal D et diamètre transversal *d* de l'appareil stomatique lorsque la fente est ouverte.

— 274. Idem du même lorsque la fente est fermée.

— 275. Stomates d'une feuille ayant séjourné pendant trente-six heures dans l'eau.

— 276. Idem pendant dix-neuf jours.

— 277. Stomates d'une feuille ayant séjourné une nuit dans KNO^3 à 3 %.

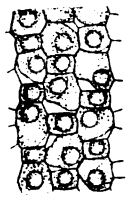
— 278 à 280. Épiderme d'une feuille pourrissante, après un séjour de trois semaines sous cloche humide à la lumière diffuse.

— 281. Le stomate de la figure 279 traité par KNO^3 à 20 %.

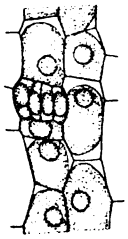
— 282. Un stomate de la figure 278 traité par NaCl à 35 %.

Digitized by Google

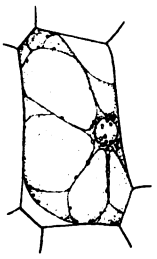
Mem. Cour. et Mem des Savants etr. Tome LVII.



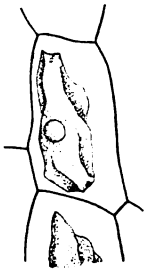
256.$(\frac{180}{1})$



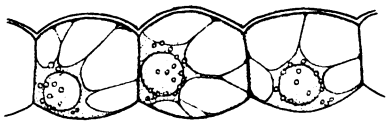
257.$(\frac{180}{1})$



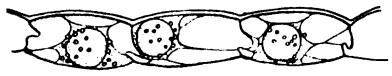
258.$(\frac{180}{1})$



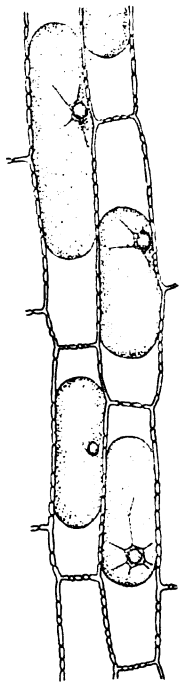
259.$(\frac{180}{1})$

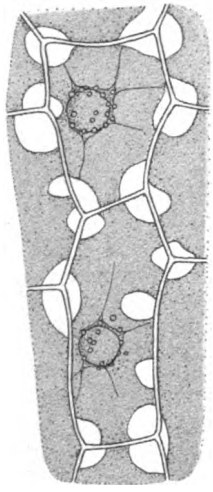


260.$(\frac{310}{1})$

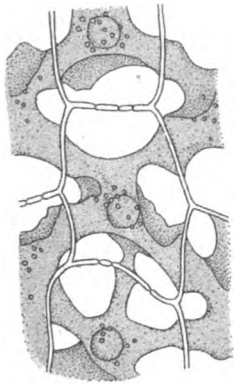


261.$(\frac{310}{1})$

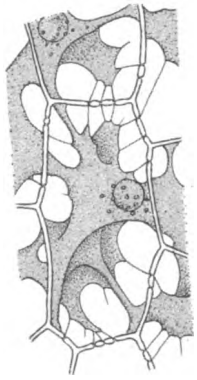




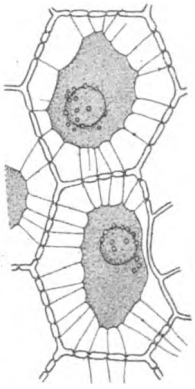
262.$(\frac{310}{1})$



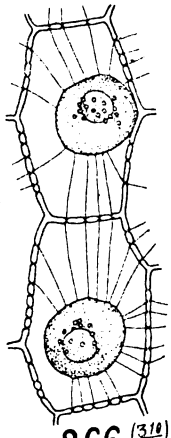
263.$(\frac{310}{1})$



264.$(\frac{310}{1})$

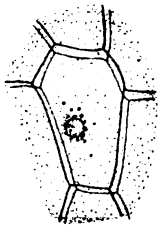


265.$(\frac{310}{1})$

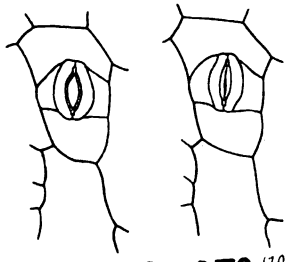


266.$(\frac{310}{1})$

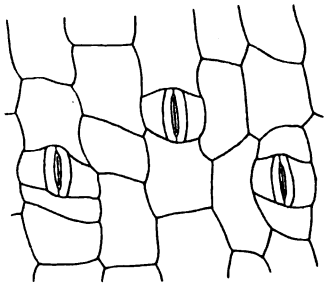
268.$(\frac{310}{1})$



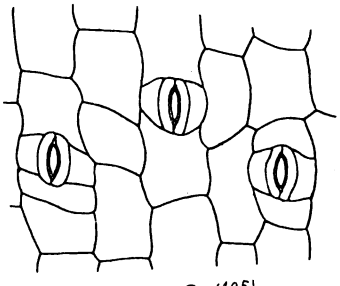
267.$(\frac{105}{1})$



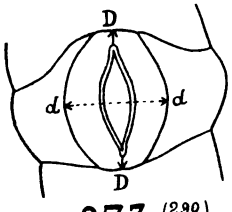
269.$(\frac{105}{1})$ 270.$(\frac{105}{1})$



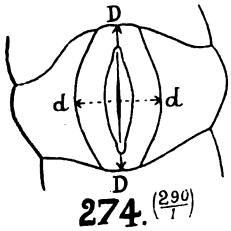
271.$(\frac{105}{1})$



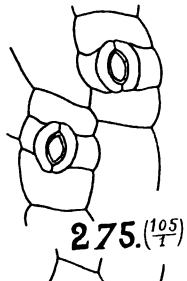
272.$(\frac{105}{1})$



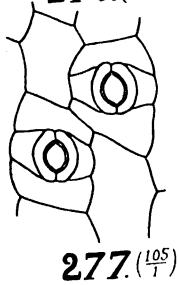
273.$(\frac{290}{1})$



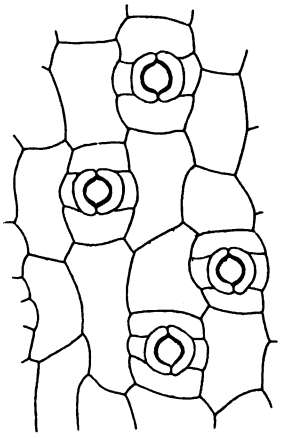
274.$(\frac{290}{1})$



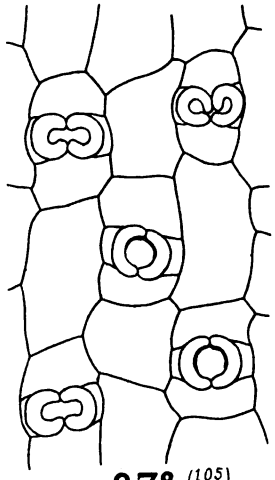
275.$(\frac{105}{1})$



277.$(\frac{105}{1})$



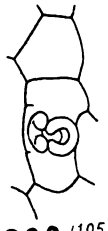
276.$(\frac{105}{1})$



278.$(\frac{105}{1})$

279.$(\frac{105}{1})$

281.$(\frac{105}{1})$



280.$(\frac{105}{1})$

282.$(\frac{105}{1})$

J. L. Goffart lith. Bruxelles

A. Graves ad nat. del

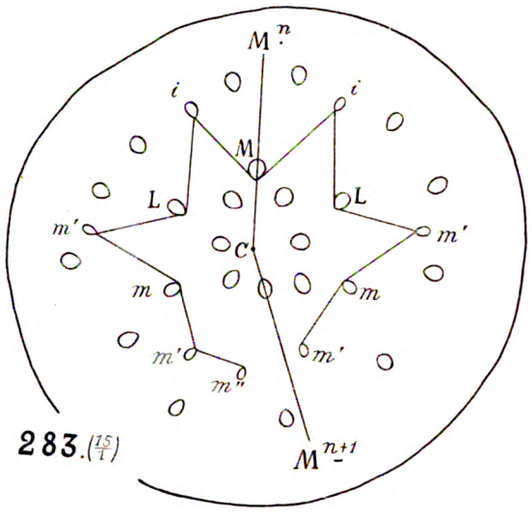
TRADESCANTIA VIRGINICA L.

ÉPIDERME, STOMATES ET HYPODERME DES FEUILLES

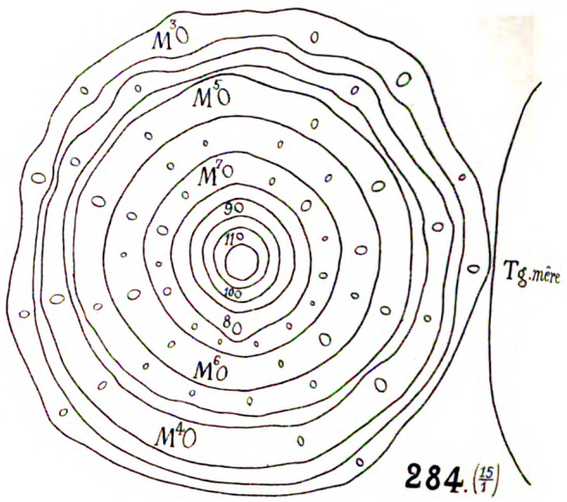
Digitized by Google

Digitized by Google

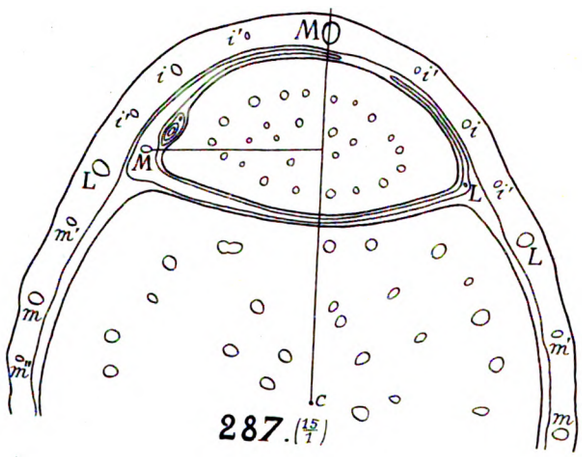
Digitized by Google



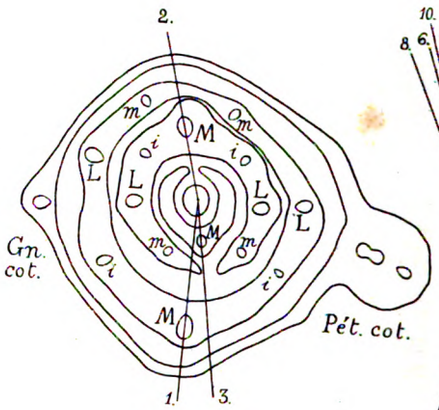
283. (15/1)



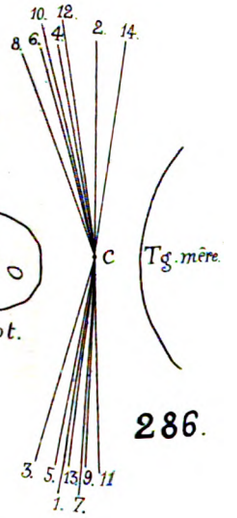
284. (15/1)



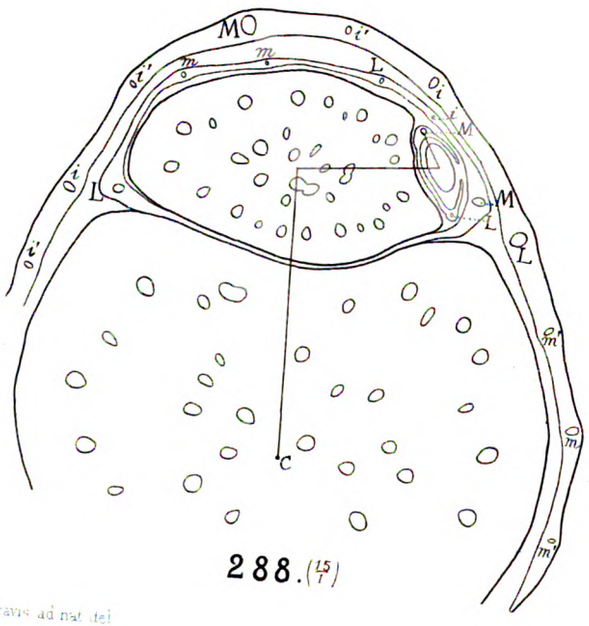
287. (15/1)



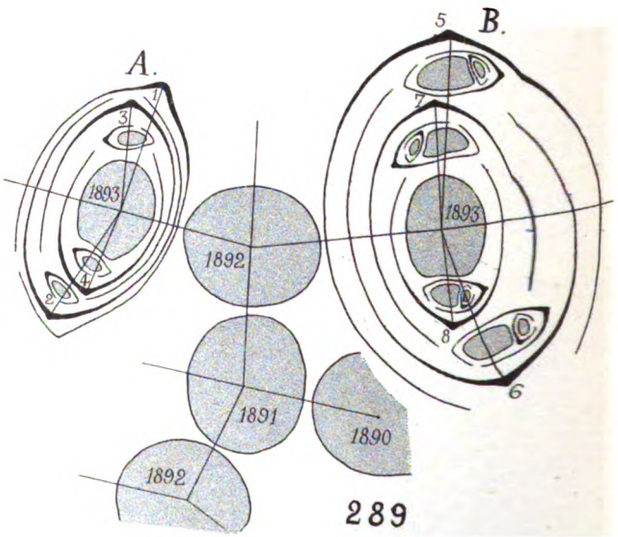
285. (36/1)



286.



288. (15/1)



289

A Gravis ad nat. del.

J.L. Goffart. Lith. Bruxelles

TRADESCANTIA VIRGINICA L.

ORGANOTAXIE.

Digitized by Google

PLANCHE XXIV.

TRADESCANTIA VIRGINICA L.

ORGANOTAXIE (pp. 195 à 202).

FIG. 283. Coupe transversale d'un entrenœud souterrain : l'angle $M^nCM^{n+1} = 160°$.

— 284. Coupe transversale d'un gros bourgeon inséré sur le rhizome : vernation.

— 285. Coupe transversale d'une plantule dont le cotylédon est courbé à droite, tandis que les premières feuilles sont rejetées à gauche.

— 286. Relevé des angles phyllotaxiques d'une tige primaire.

— 287. Coupe transversale montrant la tige primaire, la feuille aisselliére et la tige secondaire dont la préfeuille est senestre.

— 288. Idem, sauf que la préfeuille de la tige secondaire est dextre; la préfeuille du bourgeon tertiaire est senestre.

— 289. Schéma indiquant la position respective des axes de générations différentes pendant l'été 1893.

Digitized by Google

PLANCHE XXV.

TRADESCANTIA VIRGINICA L.

LES INFLORESCENCES (pp. 204 à 209).

FIG. 290. Coupe tranversale d'une hampe choisie parmi les plus fortes.

— 291. Idem d'une hampe plus grêle.

— 292. Idem d'une hampe terminant une tige principale.

— 293. Coupe transversale d'une inflorescence après inclusion.

— 294. Inflorescence au premier jour de la floraison; les deux grandes bractées foliiformes ont été partiellement supprimées.

— 295. Coupe longitudinale médiane d'une inflorescence.

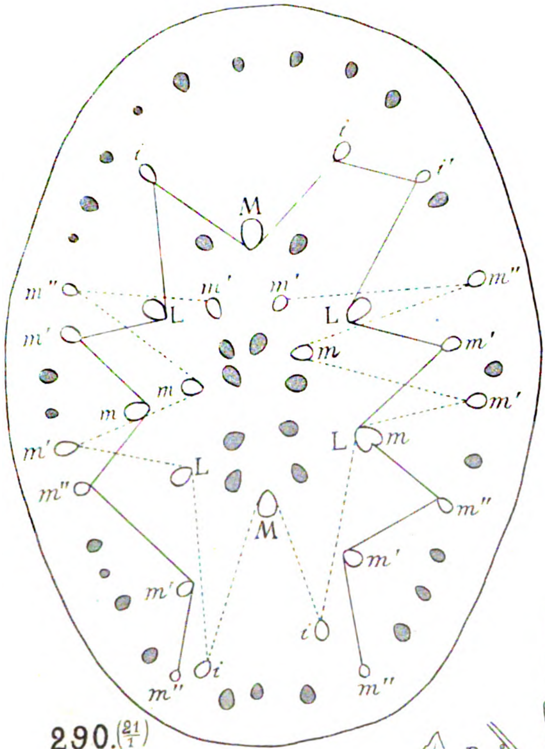
— 296. Coupe longitudinale non médiane montrant mieux les bractéoles.

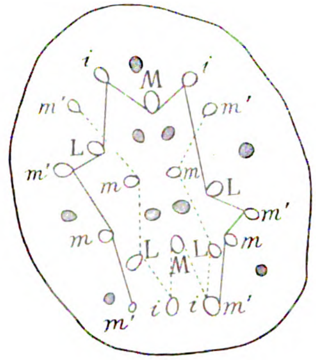
— 297 à 300. Schémas de diverses sortes d'inflorescences.

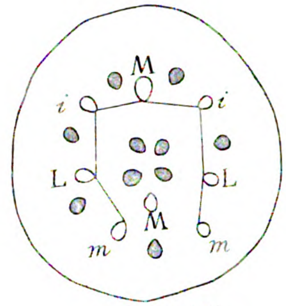
— 301. Trois bractéoles, vues de face.

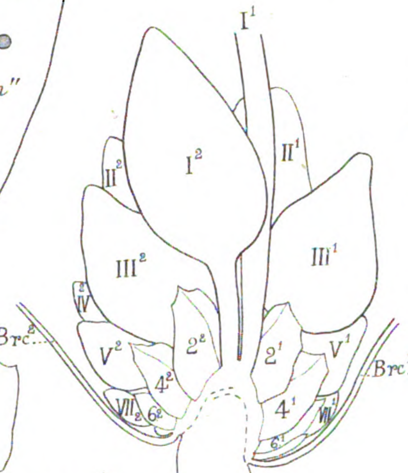
— 302. Coupe transversale d'une bractéole.

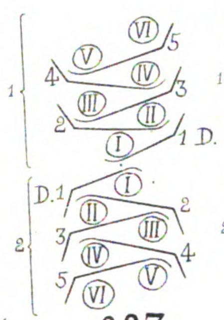
Digitized by Google

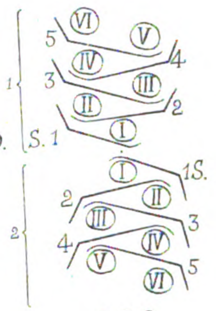

290. (21/1)


291. (21/1)

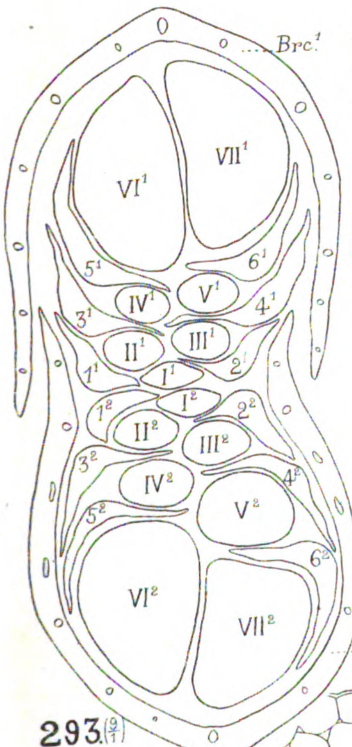

292. (21/1)

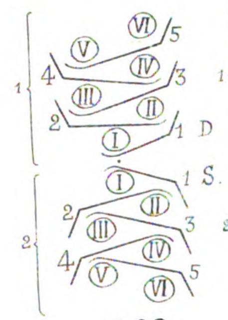

294. (3/1)

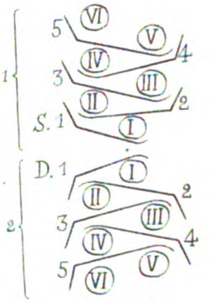

297.

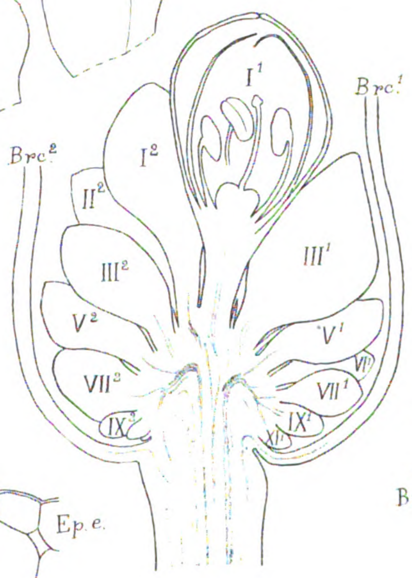

298.

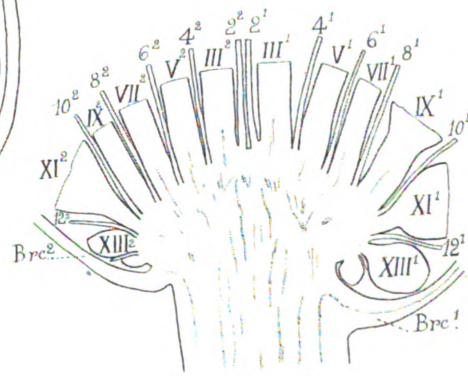
301. (5/1)

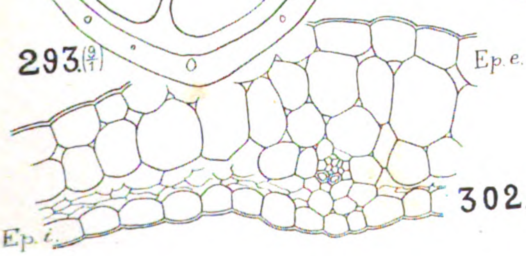

293. (9/1)


299.


300.


295. (5/1)


296. (5/1)


302. (105/1)

A. Gravis ad nat. del.

J. L. Goffart lith. Bruxelles

TRADESCANTIA VIRGINICA L.

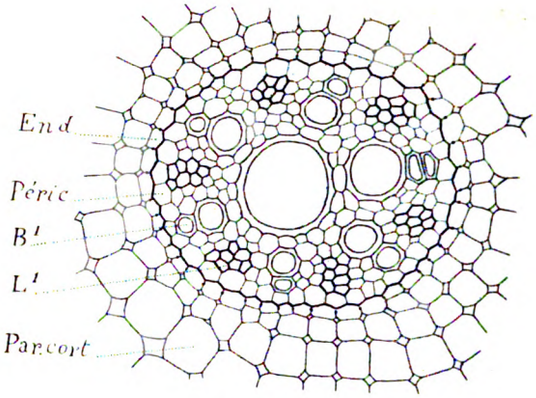
LES INFLORESCENCES.

Digitized by Google

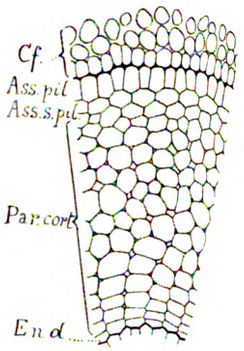
Digitized by Google

Digitized by Google

303. $(\frac{15}{1})$



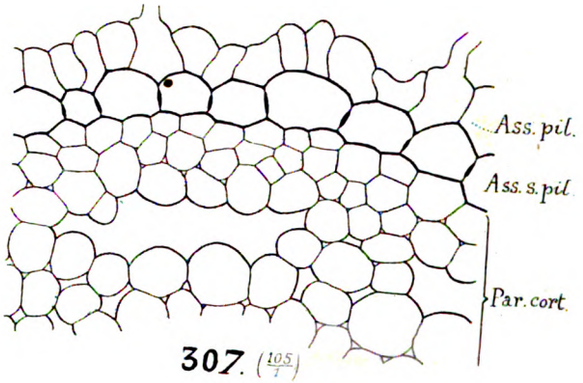
304. $(\frac{105}{1})$



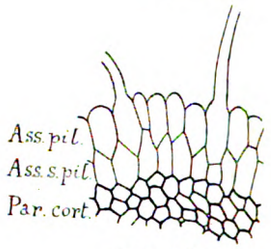
310. $(\frac{105}{1})$

305. $(\frac{400}{1})$

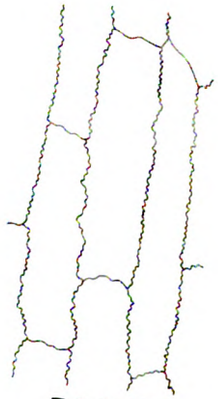
306. $(\frac{105}{1})$



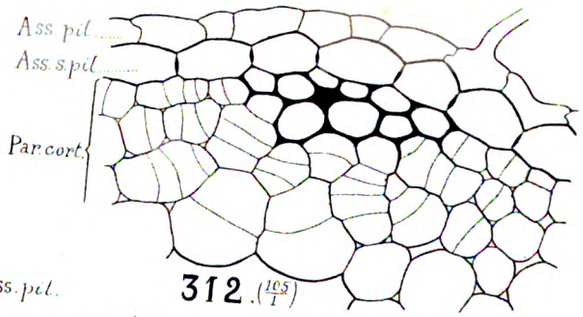
307. $(\frac{105}{1})$



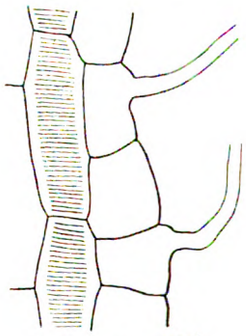
311. $(\frac{190}{1})$



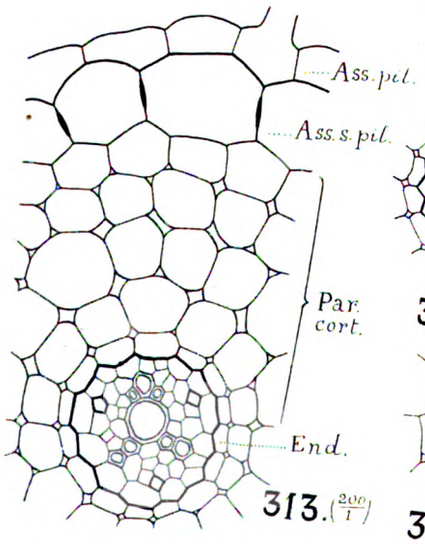
308. $(\frac{105}{1})$



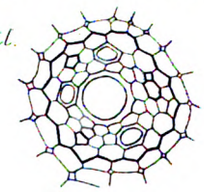
312. $(\frac{105}{1})$



309. $(\frac{105}{1})$

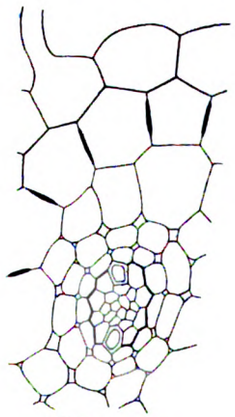


313. $(\frac{200}{1})$

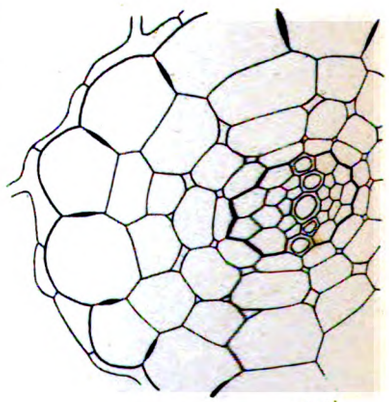


314. $(\frac{200}{1})$

315. $(\frac{200}{1})$



316. $(\frac{200}{1})$



317. $(\frac{200}{1})$

A Gravis ad nat. del

TRADESCANTIA VIRGINICA L.
HISTOLOGIE DES RACINES.

J. L. Goffart. Lith. Bruxelles

Digitized by Google

PLANCHE XXVI.

TRADESCANTIA VIRGINICA L.

HISTOLOGIE DES RACINES.

Racines adventives (pp. 214 et 215).

FIG. 303. Coupe d'ensemble d'une racine adventive.

— 304. Le faisceau grossi davantage.

— 305. Trachée spiralée et trachée spiro-annelée.

— 306. Endoderme en coupe tangentielle.

— 307. Assise-pilifère, assise sous-pilifère et parenchyme cortical.

— 308. Assise sous-pilifère en coupe tangentielle.

— 309. Assise pilifère et assise sous-pilifère en coupe radiale.

— 310. Coupe transversale d'une racine dans la partie encore recouverte par la coiffe.

— 311. Assise pilifère et assise sous-pilifère dans la partie encore jeune d'une racine développée dans l'eau.

— 312. Coupe transversale d'une blessure cicatrisée.

Racine principale (p. 217).

— 313. Coupe transversale.

Radicelles (p. 217).

— 314 à 316. Radicelles insérées sur des racines adventives.

— 317. Radicelle insérée sur la racine principale.

Digitized by Google

PLANCHE XXVII.

TRADESCANTIA VIRGINICA L.

HISTOGENÈSE DES RACINES ET CYTOLOGIE.

Histogenèse (pp. 220 et 221).

Fig. 318 et 319. Coupes longitudinales radiales du sommet végétatif d'une racine adventive très vigoureuse.

— 320 et 321. Idem d'une racine adventive moins vigoureuse.

— 322 et 323. Idem d'une racine principale.

— 324 et 325. Idem d'une radicelle.

N. B. — Les figures 318, 320, 322 et 324, dessinées au même grossissement, sont destinées à montrer combien les racines étudiées sont différentes au point de vue de leur vigueur.

Cellules du parenchyme cortical des racines adventives (pp. 215 et 216).

— 326. Trois cellules vivantes dans une coupe longitudinale.

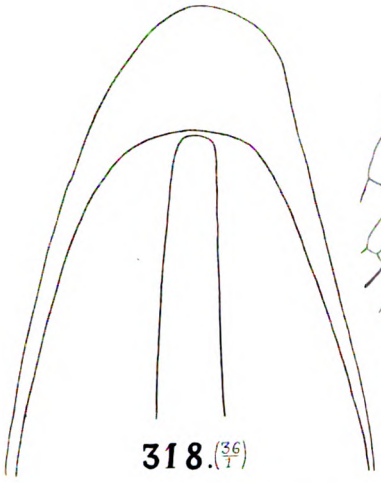
— 327 et 328. Plasmolyse.

— 329. Ponctuations des parois cellulaires coupées longitudinalement.

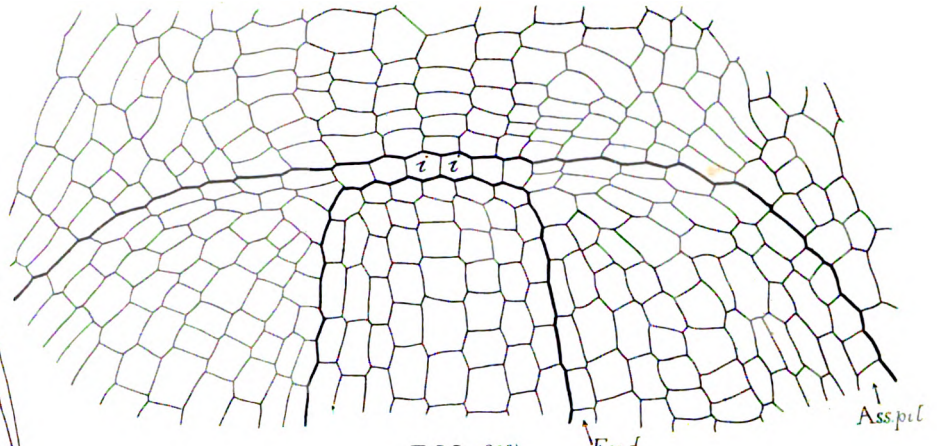
— 330. Idem coupées transversalement.

— 331. Continuité protoplasmique.

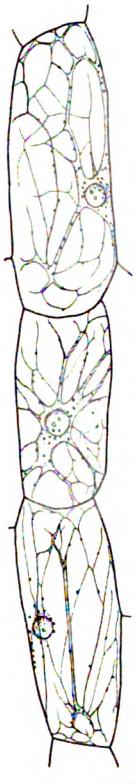
Digitized by Google



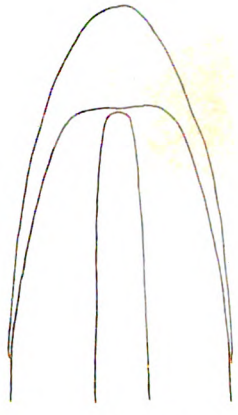
318. $(\frac{36}{1})$



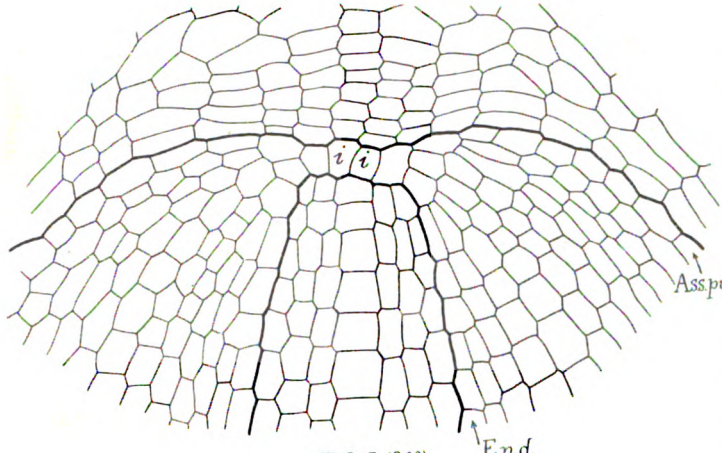
319. $(\frac{200}{1})$



326. $(\frac{105}{1})$

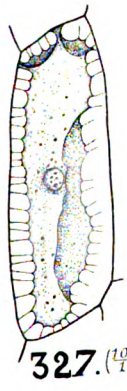


320. $(\frac{36}{1})$



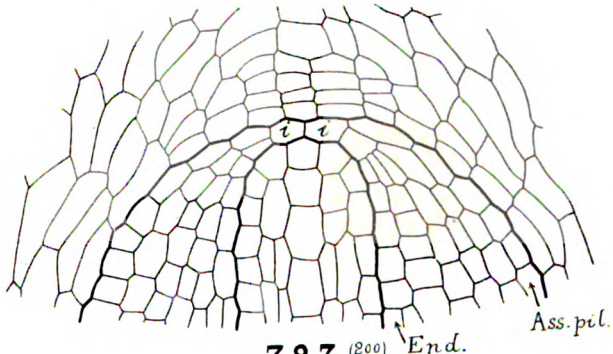
321. $(\frac{200}{1})$

328. $(\frac{105}{1})$



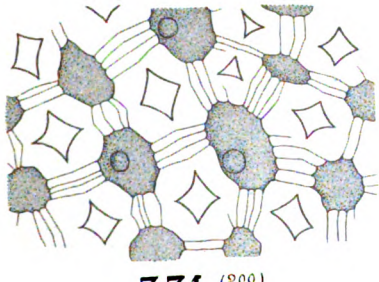
327. $(\frac{105}{1})$

322. $(\frac{36}{1})$



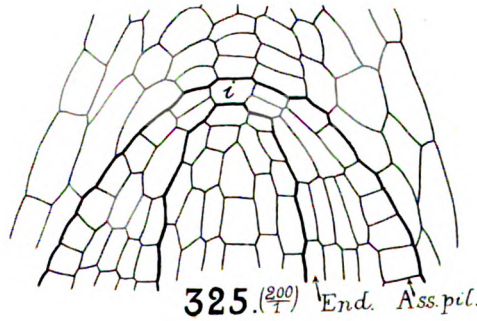
323. $(\frac{200}{1})$

329. $(\frac{200}{1})$

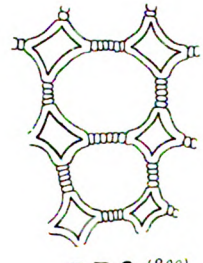


331. $(\frac{200}{1})$

324. $(\frac{36}{1})$



325. $(\frac{200}{1})$



330. $(\frac{200}{1})$

A. Gravis ad nat. del. J. L. Goffart lith. Bruxelles

TRADESCANTIA VIRGINICA L.

HISTOGENÈSE DES RACINES ET CYTOLOGIE

Digitized by Google

Digitized by Google

TABLE DES MATIÈRES.

Pages.

INTRODUCTION 3

CHAPITRE PREMIER : LA GRAINE.

§ 1. LES STADES DU DÉVELOPPEMENT DE LA GRAINE 9
§ 2. LE SPERMODERME. 10
Historique. 15
§ 3. L'ALBUMEN. 18
Historique 20
§ 4. L'EMBRYON. 21
Historique 22

CHAPITRE II : L'HYPOCOTYLE ET LE COTYLÉDON.

§ 1. LES STADES DU DÉVELOPPEMENT DES PLANTULES 25
§ 2. L'HYPOCOTYLE. 28
Historique. 32
§ 3. LE COTYLÉDON 38
Résumé de la structure des plantules 40
Historique. 42
§ 4. OBSERVATIONS PHYSIOLOGIQUES 44
I. Rôle du spermoderme 44
II. Résistance à la germination 47
III. Plantules développées dans l'eau 54
IV. Courbure du cotylédon. 56

CHAPITRE III : LES TIGES.

§ 1. CARACTÈRES EXTÉRIEURS 61
§ 2. PARCOURS DES FAISCEAUX 63
I. *Caractères généraux* 63
A. Catégories de faisceaux 63
B. Nombre des faisceaux. 65
C. Parcours des faisceaux dans les tiges adultes 66
D. Parcours des faisceaux dans le sommet végétatif. 71
II. *Caractères spéciaux*. 72
Historique. 75
A. Catégories de faisceaux 75
B. Nombre des faisceaux. 77
C. Parcours des faisceaux 78
D. Insertion des bourgeons axillaires et des racines adventives. . . 84
E. Type Commélinées. 88
Annexe : Parcours des faisceaux dans la tige du *Tradescantia fluminensis* Vell. 91
§ 3. HISTOLOGIE 99
Historique. 105
§ 4. HISTOGENÈSE 110
Historique. 115
I. Histogènes et cellules initiales. 116
II. Méristème et périméristème 120
III. Apparition et différenciation des faisceaux procambiaux. 125
IV. Différenciation des tissus du système fondamental. 127

Digitized by Google

Pages.

§ 5. Cellules a raphides et a mucilage 129
Historique. 134
§ 6. Observations physiologiques 136
I. Rôle de la lacune ligneuse. 136
Historique 143
II. Fonction aquifère du parenchyme interfasciculaire 146
III. Effet utile du mucilage 148

CHAPITRE IV : LES FEUILLES.

§ 1. Caractères extérieurs 150
§ 2. Parcours des faisceaux 151
§ 3. Histogenèse 153
§ 4. Histologie 155
Préfeuilles. 159
§ 5. Continuité protoplasmique 162
§ 6. Historique 164
§ 7. Observations physiologiques 173
I. Fonction aquifère de l'épiderme et de l'hypoderme 173
Historique 175
II. Turgescence des cellules épidermiques, des cellules hypodermiques et des cellules stomatiques 177
Historique 189

CHAPITRE V : ORGANOTAXIE.

§ 1. Phyllotaxie anatomique 195
§ 2. Bourgeons axillaires 199
Historique 203

CHAPITRE VI : LES INFLORESCENCES.

La hampe, les bractées, les cymes 204
Les bractéoles; les anomalies. 208
Historique. 210

CHAPITRE VII : LES RACINES.

§ 1. Caractères extérieurs 213
§ 2. Histologie 214
Historique. 218
§ 3. Histogenèse 220
Historique. 221

RÉSUMÉ 227
CONCLUSIONS 249
Bibliographie 259
Explication des planches 273
Table des matières 303

Digitized by Google

RECHERCHES MORPHOLOGIQUES ET PHYLOGÉNÉTIQUES

SUR

LES MOLLUSQUES ARCHAÏQUES

PAR

Paul PELSENEER

(GAND)

(Présenté à la Classe des sciences dans la séance du 2 juillet 1898.)

Digitized by Google

Digitized by Google

AVANT-PROPOS

Dans une suite de travaux, sans lien extérieur apparent, j'ai étudié depuis environ treize ans l'organisation de différents groupes de Mollusques [1].

Or, il semble qu'on s'est parfois mépris sur la tendance de ces travaux, puisqu'on a pu les croire destinés à « appuyer un ensemble de *théories* [2] ». Et cependant, il n'y a jamais eu qu'*une seule* théorie que j'aie eu en vue d' « appuyer » par mes recherches (à supposer que ce fût nécessaire), c'est celle de l'Évolution, intégralement entendue.

On a précédemment discuté ailleurs [3] l'utilité qu'il y ait en biologie, une théorie ou un système à l'origine de toute recherche. En principe déjà, l'esprit de système a du bon, si même le système n'est qu'une méthode de travail : il est évidemment préférable d'être guidé par une méthode positive, que de suivre celle qui consiste à n'en pas avoir. Et les faits ont montré qu'il

[1] *Report on the Pteropoda*, part III, Anatomy, *Zool. Challenger Expedition*, part LXVI, 1888. — *Contribution à l'étude des Lamellibranches* (Arch. d. Biol., t. XI, 1891). — *Recherches sur divers Opisthobranches* (Mém. cour. Acad. Belgique, t. LIII, 1894).

[2] Hecht, *Contribution à l'étude des Nudibranches* (Mém. Soc. Zool. de France, t. VIII, 1896, p. 97 du tiré à part) : « cet ouvrage (*Recherches sur divers Opisthobranches*) étant conçu dans le but d'appuyer un ensemble de théories... ».

[3] Giard, *La castration parasitaire* (Bull. Scientif., 1887, p. 1).

Digitized by Google

n'est guère d'observation féconde ni d'expérience utile qui ne procède d'une vue de l'esprit, c'est-à-dire d'un système ou d'une méthode.

En anatomie comparée, comme dans toutes les sciences biologiques, c'est la méthode qui a pour but de déterminer les liens de parenté des organismes entre eux, c'est la méthode phylogénétique, qui l'emporte sur toute autre. C'est elle qui, par les remaniements et les progrès qu'elle a apportés aux classifications, a ouvert aux naturalistes le plus d'aperçus et d'horizons nouveaux; et, malgré les moqueries [1] de certains esprits qui ont mal compris la doctrine évolutionniste, c'est la classification phylogénétique qui donne la meilleure mesure, en même temps que la meilleure synthèse, des progrès atteints dans les diverses sciences naturelles.

Et dans cette direction, les résultats obtenus depuis un certain temps, par quelques confrères et par moi, travaillant avec la même tendance, sur les Mollusques, sont tels que « peut-être dans aucun autre embranchement, » l'avancement des connaissances n'a été aussi grand [2] », ainsi que cela a déjà été reconnu ailleurs.

Cette méthode phylogénétique de recherche a eu pour but principal de mettre en lumière, dans chaque subdivision, les formes les plus archaïques. Car c'est seulement la connaissance morphologique de ces formes qui peut aider réellement à la *compréhension* du groupe et éclaircir ses relations et ses origines, et ce sont elles, par conséquent, dont l'étude doit être choisie de préférence à celle des autres formes prises au hasard des circonstances,

[1] Steenstrup, *Sepiadarium og Idiosepius* (Mém. Acad. Copenhague, Cl. des sc., sér. 6, vol. I, n° 3, 1881, p. 236) : « Les évolutionnistes cultivateurs d'arbres généalogiques... ».

[2] Garstang, *The Morphology of the Mollusca* (Science Progress, vol. V, March, 1896, p. 39) : « We doubt if any equivalent group of the animal Kingdom, except perhaps the » Echinoderma, has been the subject of such productive researches as the Mollusca » during the period under consideration » [since Lankester's Mollusca, 1883]; « and cer- » tainly *the phylogenetic method of inquiry has attained no greater triumphs* than in the hands of Bouvier, Haller, Pelseneer, and others investigators of the Gastropod and Lamellibranch series ».

Digitized by Google

puisque l'investigation de ces dernières, si longue et pénible qu'elle soit, reste souvent sans profit sérieux pour la science.

Les formes les plus primitives des différentes classes de Mollusques ayant été successivement reconnues, un autre travail devait suivre : c'est une étude simultanée, plus étroitement comparative, de ces organismes archaïques des diverses subdivisions. Le but en doit être de rechercher leurs relations mutuelles et la direction dans laquelle se trouvent les affinités et l'origine de l'embranchement entier.

Depuis assez longtemps cette étude était commencée; mais les grandes difficultés rencontrées dans la réunion du matériel ont apporté maint retard à son avancement. Actuellement, il n'y a cependant que deux types archaïques sur lesquels je n'ai pu faire d'observations personnelles : *Pleurotomaria* et les *Neomeniidæ;* toutefois j'ai étudié *Scissurella,* rangé dans la famille des *Pleurotomariidæ,* et *Chætoderma,* appartenant à la même division (Aplacophora) que les *Neomeniidæ.*

Pour le reste, j'ai réussi à me procurer presque toutes les formes archaïques importantes des divers groupes (et tous les autres organismes utilisés ici comme points de comparaison [1]), pour la plus grande partie, grâce à la confraternelle assistance de plusieurs zoologistes étrangers, auxquels j'ai le très vif plaisir de témoigner ici ma reconnaissance : MM. Bouvier (Paris), v. Erlanger (Frankfürt-a/M), Gadeau de Kerville (Rouen), Haddon

[1] Chitonidæ : *Lepidopleurus, Callochiton, Lophyrus, Boreochiton, Ischnochiton, Mopalia, Plaxiphora, Acanthochiton, Catharina, Amicula, Cryptochiton, Chitonellus, Chiton, Acanthopleura, Schizochiton, Lorica, Onitochiton* (souvent plusieurs espèces du même genre). — *Chætoderma.* — Gastropodes Aspidobranches : *Scissurella* (deux espèces), *Patella, Acmæa* (deux espèces), *Helcion, Lepeta, Emarginula, Fissurella, Puncturella, Haliotis, Stomatella, Trochus* (trois espèces), *Margarita* (trois espèces), *Delphinula, Phasianella.* — *Dentalium.* — Lamellibranches Protobranches : *Nucula, Leda, Yoldia, Solenomya.* — *Nautilus.* — Formes comparatives : *Ampullaria, Cyprœa, Littorina, Odostomia* (trois espèces), *Eulima, Stylina, Capulus, Calyptræa, Hipponyx, Donax, Ommatostrephes, Sepia.*

Digitized by Google

(Dublin) [1], Knipovitch (Saint-Pétersbourg), Schiemenz (Hannover), Schimkevitch et Pedaschenko (Saint-Pétersbourg), Suter (Christchurch-New Zealand), Vayssière (Marseille), Whitelegge (Sydney) et Wiren (Upsala). Mais la presque totalité des Mollusques marins de l'Europe occidentale, utilisés ici, ont été récoltés et étudiés au Laboratoire de Wimereux (Pas-de-Calais), pendant différents séjours prolongés que j'y ai faits : c'est donc à M. le professeur Giard, directeur et fondateur de ce laboratoire, que je dois principalement d'avoir pu mener à bien cette étude morphologique et phylogénétique.

Juin 1898.

[1] Je dois des remerciements tout à fait particuliers à M. le professeur HADDON : aussitôt qu'il a appris que j'étudiais les Chitonidæ, il m'a généreusement envoyé tout le matériel qu'il avait réuni pour lui-même et les préparations qu'il avait déjà faites.

Digitized by Google

RECHERCHES MORPHOLOGIQUES ET PHYLOGÉNÉTIQUES

SUR

LES MOLLUSQUES ARCHAÏQUES

PREMIÈRE PARTIE

MORPHOLOGIE

I. — CHITONIDÆ [1].

1. Glande pédieuse (*Boreochiton marginatus*). — Dans les larves

[1] Je réunis ici les observations faites sur un grand nombre de formes différentes. L'espèce examinée sera indiquée dans chaque cas. En voici la liste, avec les provenances : *Lepidopleurus cajetanus* Poli : Méditerranée ; *L. arcticus* Sars : Océan arctique ; *L. cinereus* L. : Océan arctique ; *L. benthus* Haddon : Pacifique N. — *Boreochiton marmoreus* Fabr. : Océan arctique ; *B. submarmoreus* Middendorf : Alaska ; *B. lineatus* Wood : Alaska ; *B. ruber* Lowe : Norwège ; *B. marginatus* : Manche. — *Callochiton lævis* Pennant : Manche. — *Ischnochiton longicymba* Blainv. : Nouvelle-Zélande ; *I. Mertensi* Midd. : Cala ; *I. sanguineus* Reeve : Antilles ; *I. australis* Sow. : Australie ; *I. magdalenensis* Hinds : Cala ; *I. pectinatus* Sow. ; *I. fruticosus* Gould : Australie ; *I. sp.* (? *acutilatrus*) : Antilles ; *I. sp.* (? *caribæorum*) : Barbades. — *Middendorfia Polii*, Phil. : Méditerranée. — *Mopalia Wossnessenskii* Midd. : Alaska. — *Plaxiphora simplex* Carp. : Tristan da Cunha ; *P. cælata* Reeve : Nouvelle-Zélande. — *Acanthochiton fascicularis* Poli : Manche. — *A. discrepans* Brown. : Atlantique ; *A. zelandicus* Q. et G. : Nouvelle-Zélande ; *A. Garnoti* Blainv. : Cap ; *A. craticulatus* Gould : Japon ; *A.* (*Cryptoconchus*) *porosus* Blainv. : Nouvelle-Zélande. — *Catharina tunicata* Wood : Alaska. — *Amicula Pallasi* Midd. : Aléoutiennes. — *Cryptochiton Stelleri* Midd. : Océan arctique. — *Chitonellus larvæformis* Blainv. : Pacifique ; *C. striatus* Lam. : Sydney. — *Chiton olivaceus* Monterosato : Méditerranée ; *C. pellis-serpentis* Q. et G. : Nouvelle-Zélande ; *C. squamosus* L. : Antilles ; *C. jugosus* Gould : Sydney ; *C. nigrovirescens* Blainv. : Cap ; *C. marmoratus* Gmel. : Antilles. — *Lophyrus albus* L. : Océan arctique. —

Digitized by Google

de *Chiton Polii* [1] et de *C. olivaceus* [2], Kowalevsky a fait connaître une grosse glande pédieuse antérieure invaginée; chez l'adulte, il croit que cet organe disparaît.

Or, dans *B. marginatus* adulte, il existe le long du bord antérieur du pied une région glandulaire linéaire, constituée par des follicules débouchant le long de l'arête même (fig. 31, VII et 22, 1); les éléments glandulaires de ces follicules sont des cellules épithéliales modifiées, profondément enfoncées dans les téguments [3] et réunies en groupe [4].

Je considère cette glande pédieuse comme l'homologue de la glande larvaire de *C. Polii*. Car dans des jeunes d'un an de cette dernière espèce, existe encore la glande pédieuse, mais sans cavité, avec une structure ressemblant à celle que présente la glande de *B. marginatus* et avec une position exactement pareille [5]. Pour ce qui est de sa valeur, comparativement aux glandes pédieuses d'autres groupes, Thiele [6] voit, dans la glande larvaire de *C. Polii*, l'homologue des « glandes pédieuses antérieures » de certains Lamellibranches, mais non de la glande pédieuse antérieure ou « labiale » des Gastropodes; d'autre part, il considère comme équivalente à cette dernière, la glande antérieure de *Neomenia* [7], qui paraît cependant avoir les mêmes rapports que la glande larvaire de *Chiton Polii* [8].

Par suite de la similitude de position, et de l'existence chez *Patella* (fig. 92, XXIII), également à l'arête antérieure du pied, de follicules glandulaires

Acanthopleura incana Gould : Japon; *A. spiniger* Sow. : Australie; *A. granulata* Gmel. : Barbades; *A. picea* Gmel. : Antilles. — *Schizochiton incisus* Sow. : Philippines. — *Lorica volvox* Reeve : Sydney. — *Onitochiton undulatus* Q. et G. : Nouvelle-Zélande.

1 KOWALEVSKY, *Embryogénie du Chiton Polii*, p. 21 (ANN. MUSÉE MARSEILLE, t. I, 1883, fig. 51, *g*).

2 KOWALEVSKY, *loc. cit.*, p. 36.

3 Chez les jeunes individus de 4 millimètres de long, ces follicules s'étendent encore jusqu'au dessus et en arrière de la première commissure pédieuse, contre l'estomac.

4 THIELE, *Beiträge zur Kenntniss der Mollusken*, III (ZEITSCHR. F. WISS. ZOOL., Bd. LXII, 1897, p. 635), signale chez la même espèce, dans le pied, des cellules glandulaires épithéliales, enfoncées dans les téguments, mais sans indiquer la région.

5 KOWALEVSKY, *loc. cit.*, fig. 85.

6 THIELE, *loc. cit.*, p. 661.

7 THIELE, *loc. cit.*, p. 662.

8 WIREN, *Studien über die Solenogastren*, II (K. SVENSK. VETENSK. AKAD. HANDL., Bd XXV, n° 6, pl. IV, fig. 1 et 13).

Digitized by Google

analogues, il me semble que la glande de *B. marginatus* peut être identifiée à la glande pédieuse antérieure (labiale) des Gastropodes.

2. Système nerveux. — 1° « COMMISSURE VISCÉRALE ». — Ce point a été l'objet de longues discussions sans qu'on ait pu arriver à une solution s'accordant avec les dispositions connues chez les autres Mollusques.

A. — Les cordons nerveux latéraux (fig. 25, IX) ont été considérés comme l'équivalent de la commissure viscérale par Spengel [1], Lang [2], P. Fischer et Bouvier [3], Grobben [4] et Burne [5]. Mais la présence d'une commissure supra-rectale de ces cordons (fig. 25, VIII) montre qu'ils ne correspondent pas à la commissure viscérale (infra-intestinale) des autres Mollusques ou du moins qu'ils représentent davantage.

En effet, et contrairement à l'opinion de Fischer et Bouvier [6], il existe chez d'autres Mollusques quelque chose de comparable à cette commissure supra-intestinale des Chitons :

a) L'anastomose postérieure (supra-rectale) des nerfs palléaux postérieurs des Lamellibranches [7];

b) L'anostomose supra-intestinale des nerfs palléaux de nombreux Céphalopodes [8];

c) Le « cercle » palléal ou commissure antérieure des nerfs palléaux des Aspidobranches (fig. 92, II : *Patella;* fig. 162, VII : *Trochus,* etc.).

1 SPENGEL, *Die Geruchsorgane und das Nervensystem der Mollusken* (ZEITSCHR. F. WISS. ZOOL., Bd XXXV, p. 353).

2 LANG, *Lehrbuch der vergleichenden Anatomie*, p. 727.

3 P. FISCHER et BOUVIER, *Recherches et considérations sur l'asymétrie des Mollusques univalves* (JOURN. DE CONCHYL, t. XXXII, p. 200, 1892).

4 GROBBEN, *Zur Kenntniss der Morphologie, der Verwandtschaftsverhältnisse und des Systems der Mollusken* (SITZUNGSBER. K. AKAD. WISS. WIEN, Math. Naturw. Classe, Bd. CIII, p. 85, 1894).

5 BURNE, *Notes on the Anatomy of Hanleya abyssorum* (PROC. MALACOL. SOC., vol. II, p. 10, 1896).

6 P. FISCHER et BOUVIER, *loc. cit.*, pp. 200-201 : « Nous ne connaissons rien chez les Mollusques qui rappelle une disposition semblable » (la commissure supra-rectale).

7 Déjà rappelée par BÜTSCHLI, *Bemerkungen über die wahrscheinliche Herleitung der Asymmetrie der Gastropoden* (MORPH. JAHRB., Bd XII, p. 207).

8 HUXLEY and PELSENEER, *Report on Spirula* (ZOOL. CHALLENGER EXPEDIT., part. LXXXIII, p. 18).

Digitized by Google

Les cordons latéraux sont donc essentiellement formés par les nerfs palléaux.

B. — Haller a décrit des nerfs « stomacaux », naissant de la partie antérieure des cordons latéraux et s'unissant, sous le tube digestif, avec deux ganglions en leur partie médiane [1]. Sur la foi de Haller, Bütschli [2], Thiele [3], Plate [4] et moi [5], nous avons admis l'existence de ces nerfs, et Bütschli et moi y avons même vu une sorte de commissure viscérale.

Mais, par investigation personnelle, Thiele [6], Plate [7] et moi, nous avons reconnu chacun la non-existence de ces nerfs et ganglions « stomacaux » et, par suite, de la commissure viscérale qu'ils auraient éventuellement représentée. Pour ce qui me concerne, je me suis soigneusement assuré de la chose (par dissection et coupes) chez *Acanthochiton discrepans* (fig. 25), *Borcochiton marginatus* et *Lepidopleurus cajetanus*.

C. — La solution à laquelle on ne peut manquer d'arriver est que, dans les Amphineures, il n'y a pas encore de commissure viscérale différenciée. L'observation montre que les nerfs viscéraux s'y détachent des grands cordons ganglionnaires latéraux; ceux-ci renferment donc en puissance la commissure viscérale [8]. Mais comme ils innervent en même temps le manteau, ils correspondent également aux grands nerfs palléaux des Mollusques, et leur commissure postérieure supra-rectale n'est qu'une spécialisation secondaire, analogue aux anastomoses palléales supra-intestinales des autres Mollusques cités plus haut.

1 HALLER, *Die Organisation der Chitonen der Adria* (ARB. ZOOL. INST. WIEN, Bd IV, pl. II, fig. 9, *me*, *my*). — *Beiträge zur Kenntniss der Placophoren* (MORPH. JAHRB., Bd XXI, pl. II, fig. 4).

2 BÜTSCHLI, *loc. cit.*, p. 206.

3 THIELE, *Ueber Sinnesorgane der Seitenlinie und das Nervensystem von Mollusken* (ZEITSCHR. F. WISS. ZOOL., Bd XLIX, pl. XVII, fig. 4).

4 PLATE, *Bemerkungen über die Phylogenie und die Entstehung der Asymmetrie der Mollusken* (ZOOL. JAHRB. ABTH. F. ANAT. U. ONTOG., Bd IX, fig. A).

5 PELSENEER, *Introduction à l'étude des Mollusques*, p. 31.

6 THIELE, *Ueber die Verwandtschafts Beziehungen der Amphineuren* (BIOL. CENTRALBLATT, Bd. XV, p. 863).

7 PLATE, *loc. cit.*, p. 169, note 1.

8 Comme la commissure viscérale des Lamellibranches et des Scaphopodes, ces cordons passent au côté interne (ou ventral) des orifices rénaux (comparer la fig. 67, XVI et les correspondantes des pl. XXIII et XIV).

Digitized by Google

Ainsi que Bütschli l'a le premier suggéré [1], la commissure viscérale des autres Mollusques s'est différenciée aux dépens des nerfs viscéraux les plus importants naissant des gros cordons palléaux [2], nerfs qui se sont commissurés sous l'intestin et auxquels les autres filets viscéraux se sont réunis par concentration.

2° Système stomato-gastrique. — A. *Commissure labiale.* — Tous les Chitons possèdent une commissure labiale (fig. 25, IV), naissant de la partie postérieure des centres cérébraux et passant sous la masse buccale, dans la lèvre inférieure (fig. 31, IX).

Cette commissure ne peut correspondre à la viscérale des Mollusques, comme l'a pensé von Jhering, qui l'appelait commissure sous-pharyngienne [3]. Mais elle est homologue à la commissure labiale, généralement reconnue dans les Rhipidoglosses (fig. 162, II) et Docoglosses (fig. 92, XXVI et 102, IX), qui existe aussi chez *Dentalium* (fig. 188, XII) et que je décris aussi plus loin dans les Céphalopodes (fig. 182, IX et 183, XV). C'est donc une commissure très répandue dans le groupe et dont l'importance n'a pas encore été appréciée. La commissure stomato-gastrique (récurrente) en sort (fig. 25, III).

B. *Commissure subradulaire* [4]. — Les deux nerfs de l'organe subradulaire s'unissent de façon à donner aux Chitons une commissure qui manque à tous les autres Mollusques (fig. 25, V); ces deux nerfs naissent, comme chez

1 Bütschli, *loc. cit.*, p. 206.

2 Il n'est donc pas possible de vouloir assimiler les cordons latéraux des Chitons à la partie supérieure ou dorsale des cordons « scalariformes » des Rhipidoglosses, comme le veulent Bouvier et Fischer (*Comptes rendus Ac. sc. Paris,* 29 mars 1897), puisque ces cordons ne donnent que des nerfs pédieux et épipodiaux (pour ce qui concerne l'épipodium, voir plus loin : *Trochus*).

3 von Jhering, *Sur les relations naturelles des Cochlides et des Ichnopodes* [Bull. sc. France et Belgique, t. XXIII, p. 161 (1891)].

4 Ou « sublinguale » (von Jhering, *Vergleichende Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken,* pl. VI, fig. 26, *sl* : représentée à tort comme naissant des cordons palléaux; von Jhering a reconnu lui-même dans la suite qu'elle sort du commencement de la commissure labiale : *Beiträge zur Kenntniss des Nervensystems der Amphineuren und Arthrocochliden* [Morph. Jahrb., Bd III, p. 158].

Digitized by Google

Dentalium, de la commissure labiale; ils ne présentent qu'une paire de ganglions (*Boreochiton marginatus :* fig. 31, VIII; *Acanthochiton discrepans :* fig. 25, V), et non deux, comme l'avait autrefois indiqué von Jhering.

C. *Commissure buccale supérieure* (ou antérieure). — La commissure stomato-gastrique, née de l'origine de la commissure labiale (voir fig. 25, III), se dirige d'abord en avant et présente de chaque côté un ganglion (II) « buccal supérieur », puis a un trajet récurrent pour passer sous l'œsophage et au-dessus de la radule; mais les deux ganglions buccaux supérieurs sont unis entre eux par une fine commissure qui passe en avant du tube digestif et plus dorsalement que la commissure cérébrale (fig. 31, XIV; fig. 25, I).

Cette commissure a été vue par Brandt chez *Acanthochiton fascicularis* [1] et par von Jhering chez *Chiton olivaceus* (« *squamosus* ») [2]. Depuis, Plate l'a trouvée chez *Acanthopleura aculeata, Chiton magnificus* et *C. Cumingsi* [3], Burne chez *Hanleya abyssorum* [4] et moi-même chez *Boreochiton marginatus, B. marmoreus, Acanthochiton discrepans* et *Onitochiton undulatus*, c'est-à-dire dans toutes les espèces examinées à ce point de vue. Il est donc probable qu'elle existe chez tous les Chitonidæ.

L'homologue de cette commissure n'existe que chez les Céphalopodes dibranchiaux. C'est la jonction des deux ganglions buccaux supérieurs (fig. 183, III).

D. *Commissure stomato-gastrique.* — Elle ne m'a pas présenté de différences morphologiques notables dans les formes génériques examinées : *Boreochiton, Acanthochiton, Chitonellus* et *Onitochiton.*

3° Cordons pédieux. — Leur commissure antérieure est plus forte que les anastomoses suivantes (fig. 31, V : *Boreochiton marginatus ;* fig. 25, VI :

1 Brandt, *Ueber das Nervensystem von* Chiton (Acanthochiton) fascicularis (Bull. Acad. Saint-Pétersbourg, t. XIII, p. 465).

2 von Jhering, *Beiträge zur Kenntniss des Nervensystems der Amphineuren und Arthrocochliden*, loc. cit., pl. X, fig. 1, *a, bu, co.*

3 Plate, *Ueber einige Organisationsverhältnisse der Chitonen* (Sitzungsber. Gesellsch. naturf. Freunde. Berlin, 1896, p. 47).

4 Burne, *loc. cit.*, fig. II, *a, b, c.*

Digitized by Google

Acanthochiton fascicularis). Quant à la postérieure, elle n'est pas plus épaisse que les précédentes (contrairement à ce qui s'observe chez *Hanleya abyssorum*) [1] (fig. 25 et 32, x). Cette dernière anastomose peut donner des nerfs comme les autres. Chez *B. marginatus*, la disposition est variable, mais les deux dernières anastomoses sont souvent très rapprochées; dans cette espèce, le nombre de commissures interpédieuses est de 18 à 20; toutes traversent la musculature du pied (fig. 32, x et 80, vii).

Il existe de fines anastomoses entre les cordons pédieux et les cordons palléaux : j'en ai constaté nettement dans *Ischnochiton longicymba*. Comme von Jhering en a vu dans *Chitonellus* [2], Thiele chez *C. rubicundus* [3] et Plate dans *Acanthopleura* [4], Haller chez *C. olivaceus* et *fascicularis* [5], il est vraisemblable que toutes les espèces en sont pourvues, comme les Aplacophores.

Les cordons pédieux se trouvent parfois (*B. marginatus*) traversés par des fibres musculaires du pied (fig. 26 à 28, i).

3. **Organes sensoriels.** — Chez les Chitons, le manteau entourant tout le pied, a son bord aplati ventralement. De cette face aplatie, l'arête intérieure forme une saillie continue. Dans les espèces où les branchies ne s'étendent pas jusqu'à l'anus et où la dernière branchie est la plus grande, cette saillie présente un développement particulier en arrière des branchies : elle y forme une papille aplatie, sorte de valvule de la chambre branchiale (fig. 1 à 9, vi). Cette papille est un lieu d'élection pour l'indigo carmin, vingt-quatre heures après l'injection de cette substance (*Boreochiton marginatus*). Dans *Chiton olivaceus*, la saillie présente au même endroit une papille pourvue d'une crête transversale (fig. 2, vi) et dont la face externe est couverte de cuticule et de spicules (fig. 30, iv).

[1] Burne, *loc. cit.*, p. 12.

[2] von Jhering, *Vergleichende Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken*, p. 47.

[3] Thiele, *Ueber Sinnesorgane der Seitenlinie und das Nervensystem von Mollusken*, loc. cit., p. 429.

[4] Plate, *Die Anatomie und Phylogenie der Chitonen* (Zool. Jahrb., suppl. IV, 1897, pl. VI, fig. 50).

[5] Haller, *Die Organisation der Chitonen der Adria*, loc. cit., p. 333.

Digitized by Google

Cette saillie péripalléale se trouve au côté externe du cordon nerveux palléal, qui s'y ramifie abondamment dans la papille chez *C. olivaceus* (fig. 30, III); dans *B. marginatus,* ce cordon envoie un nerf à une région épithéliale plus axiale (fig. 29, II; fig. 39, VII et 70, VIII): la papille y forme ainsi une lame protectrice d'une région sensorielle, comme la papille interbranchiale (osphradiale) de *Nautilus* (fig. 180, I).

Cette région sensorielle me paraît comparable à l'osphradium des autres Mollusques, plus que les organes multiples signalés par Burne [1] à la naissance des nerfs branchiaux externes. L'exemple de *Nautilus* montre que la multiplicité des branchies n'entraîne pas la multiplicité des osphradies; et la situation de la région sensorielle ci-dessus, en dehors et en arrière de la branchie terminale, concorde avec la position de l'osphradium des Mollusques.

La saillie péripalléale peut développer ou protéger des organes sensoriels sur tout son pourtour : telles sont probablement les papilles postérieures de *Lepidopleurus benthus* (fig. 8, VI) et les papilles antérieures de *Plaxiphorella tentaculifera.* Dans la région antérieure, j'ai vu aussi chez *B. marginatus* un nerf envoyé à l'épithélium (fig. 24, II).

4. **Tube digestif.** — Les diverses espèces examinées manquent toutes de mandibules. Les glandes salivaires sont petites, peu lobées et voisines de la ligne médiane, dans la même position que chez les Rhipidoglosses (*Trochus*, fig. 148, I); mais, à la différence des autres Mollusques, les Chitons ont leurs glandes salivaires dirigées d'arrière (orifice) en avant (fond du cæcum) (diverses espèces de *Boreochiton*). Quant à une glande subradulaire, je ne l'ai pas vue développée chez *B. marginatus* comme Haller l'a trouvée chez *C. olivaceus* (= *siculus*) [2] : il y a seulement, en arrière de l'organe subradulaire, une région glandulaire sans invagination (fig. 31, v').

Le foie (*Acanthochiton*) est constitué de deux lobes asymétriques : le plus petit à droite et en avant, le plus grand à gauche et plus en arrière.

[1] BURNE, *loc. cit.*, p. 10.

[2] HALLER, *Die Organisation der Chitonen der Adria* (ARB. ZOOL. INST. WIEN, Bd V, pl. IX, fig. 52, D).

Digitized by Google

A la naissance de l'intestin, entre les deux foies, se trouve un rudiment de cæcum pylorique.

5. **Système circulatoire.** — 1° Coeur. — Le ventricule, dans les animaux tués brusquement, est beaucoup moins étroit que dans un matériel conservé par les moyens ordinaires (fig. 23, IV et 60, III). Il est toujours attaché dorsalement à la paroi du péricarde (fig. 32, III; 33, I; 34, II; 41 et 42, I; 57, XVI; 67, II; 73, XIII et 81). Le fait était déjà connu chez plusieurs espèces; il est commun aux Chitonides et aux Néoméniens. Cet attachement se fait surtout par la partie antérieure; chez diverses formes, il porte sur une plus grande longueur : *Boreochiton marginatus, Plaxiphora cœlata, Chitonellus larvæformis* (toute la partie antérieure, jusqu'à la deuxième communication ventriculo-auriculaire); dans *Acanthochiton zelandicus,* le ventricule est attaché sur toute sa longueur. Nulle part il n'est libre.

Cette disposition est toute primitive et se retrouve dans un stade du développement du cœur chez d'autres Mollusques.

Le ventricule présente un renflement antérieur qui est, dans *Boreochiton marmoreus,* très saillant latéralement (fig. 61, I). Ce renflement, dans diverses espèces (*C. pellis-serpentis*), montre un revêtement presque papilleux, sans que l'épithélium péricardique y soit cependant développé particulièrement.

2° Communications ventriculo-auriculaires. — A. *Nombre.* — *a*) Il n'y a pas de communication *médiane postérieure,* contrairement à ce qu'a décrit Haller [1]. Comme Schiff l'a figuré autrefois (*C. piceus*) [2], l'extrémité postérieure du ventricule est terminée en cæcum (voir fig. 44 à 56 et 58 à 61). Le fait a été reconnu, d'autre part, par Plate [3], par Burne [4] et par Haller lui-même pour *C. magnificus* et *C. aculeatus* [5].

1 Haller, *loc. cit.*, Bd IV, pp. 54, 55, pl. V, fig. 30. — *Beiträge zur Kenntniss der Placophoren* (Morph. Jahrb., Bd XXI, p. 173).

2 Schiff, *Beiträge zur Anatomie von* Chiton piceus (Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd IX, pl. I, fig. 3, *z*).

3 Plate, *Mittheilungen über zoologische Studien an der Chilenische Küste* (Sitzungsber. Akad. Wiss. Berlin, Bd XLIV (1893), p. 963).

4 Burne, *loc. cit.*, p. 13.

5 Haller, *Beiträge zur Kenntniss der Placophoren*, loc. cit., pl. II, fig. 1 et 2.

Digitized by Google

b) Il y a généralement deux communications ventriculo-auriculaires de chaque côté : *Chiton, Ischnochiton, Onitochiton, Lorica, Acanthochiton, Chitonellus, Amicula, Schizochiton, Cryptochiton, Plaxiphora, Acanthopleura, Lophyrus* (fig. 48, 50 à 53, 59 et 79).

c) Il est assez rare qu'il y en ait davantage; il s'en trouve :

3, des deux côtés dans le *C. squamosus* (fig. 47);

4, des deux côtés dans *C. Goodalli* [1].

Mais il y a souvent asymétrie :

α) De nombre :

3 et 4, dans un *C. Goodalli* [2];

2 et 3, dans un *Acanthopleura granulata* (alors que les autres spécimens m'ont montré 2 et 2);

2 et 3, dans un *Mopalia Wossnessenskii* (fig. 54) [3];

1 et 2, dans un *Plaxiphora simplex* (fig. 55).

β) De position :

Dans un *Acanthopleura granulata*, où la seconde communication de gauche était beaucoup plus en arrière que celle de droite (fig. 58).

d) Mais il n'y en a souvent qu'une seule paire. Plate l'a observé déjà chez *Lepidopleurus cajetanus* et *L. cinereus, Placiphorella* et *Katharina* [4], et Burne, chez *Hanleya abyssorum* [5]. De mon côté, j'ai pu confirmer la chose pour *L. cajetanus* et *cinereus*, et pour *Katharina* (fig. 56), et l'observer chez :

Lepidopleurus arcticus (fig. 49) et *L. sp.* (donc dans tous les *Lepidopleurus* observés);

Callochiton lævis (fig. 46);

Boreochiton marginatus (fig. 60), *B. ruber, B. marmoreus* (fig. 61), *B. submarmoreus* [6];

[1] Haller, *Beiträge zur Kenntniss der Placophoren*, loc. cit., pl. II, fig. 1.

[2] Plate, *Ueber die Organisation einiger Chitonen* (Verhandl. D. Zool. Gesellsch., 1896, p. 173).

[3] Garner, *Malacological notes* [Ann. Mag. Nat. Hist., sér. 4, vol. XIX, p. 371 (1877)], a aussi signalé deux ou trois communications chez *Chitonellus*.

[4] Plate, *Ueber die Organisation einiger Chitonen*, loc. cit., p. 173.

[5] Burne, *loc. cit.*, p. 13.

[6] Dans *B. lineatus*, j'ai trouvé deux fois deux paires de communications.

Digitized by Google

Mopalia Wossnessenskii (fig. 54);
Chiton Polii [1].

B. *Situation.* — *a*) La seconde paire de communications est modérément postérieure, mais toujours dans le 8e « segment » : chez *C. olivaceus* (fig. 59), *C. pellis serpentis* (fig. 51), *Lorica* (fig. 48), *Ischnochiton, Chitonellus* (fig. 79, IV); elle est très postérieure, au contraire, dans *Acanthochiton fascicularis, A. discrepans* (fig. 53), *A. zelandicus, A. Garnoti, A. monticularis,* c'est-à-dire chez tous les *Acanthochiton* observés; il en est de même dans *Onithochiton* (fig. 50), *Plaxiphora, Cryptochiton* (fig. 52) et *Schizochiton.*

b) La paire antérieure est toujours dans le 7e « segment » (voir les diverses fig. 48, 50 à 55, 58, 59 et 79). Et quant à la paire *unique* des formes nommées plus haut, elle ne correspond nullement à la paire postérieure, comme le suppose Plate [2], mais à l'antérieure. Elle se trouve, dans toutes les espèces observées, à la partie antérieure du ventricule (vers le milieu seulement chez *Catharina*), en avant de la séparation des 7e et 8e « segments », donc dans la position de la paire antérieure chez les autres *Chitonides.*

c) Quand il y a une troisième paire de communications, les deux paires postérieures sont dans le 8e « segment ».

3° Vaisseaux afférents aux oreillettes. — Leur nombre est variable et ne se trouve pas généralement en rapport avec celui des communications ventriculo-auriculaires. Il y en a toujours un principal de chaque côté; c'est l'antérieur, dans le 7e « segment » (voir les fig. 44, 45, 47 à 49, 51 et 52).

[1] Une espèce indéterminée, à rangée branchiale complète ne s'étendant pas jusqu'à l'anus et à branchie la plus grande en avant de la dernière, m'a aussi montré une seule paire de communications; un individu de *Ischnochiton pectinatus* s'est trouvé exceptionnellement dans le même cas. — Haller (*Beiträge zur Kenntniss der Placophoren*, loc. cit., p. 31), indique que la même disposition s'observe dans une espèce voisine de *C. monticularis* Q et G.; or cette dernière forme (= *Acanthochiton porosus*) se trouve, comme tous les *Acanthochiton*, posséder deux paires de communications.

[2] Plate, *Ueber die Organisation einiger Chitoniden*, loc. cit., p. 173.

Digitized by Google

4° Artères. — A la naissance de l'aorte (encore dans l'intérieur du péricarde), il y a une valvule (*B. marginatus :* fig. 32, XIII).

La glande génitale est tout entière contre l'aorte et sur ses ramifications. Comme dans les Annélides, les éléments reproducteurs prennent naissance sur la surface extérieure des vaisseaux (voir plus loin : système reproducteur). Par suite de la conservation des rapports primitifs entre la glande génitale et l'appareil circulatoire, il n'y a pas eu formation d'*une* artère génitale *spéciale ;* mais il y a de vraies *artères* génitales (*Boreochiton, Acanthochiton, Chitonellus*), ce qui ne concorde pas avec l'observation de Haller [1]. Elles sont impaires médianes dans *Acanthochiton* (fig. 73, VI) et non sur deux rangs comme dans *C. coquimbensis, C. granosus* et *C. Cummingsi* [2], tandis que chez *B. marginatus,* elles sont paires.

6. Branchies. — 1° Nombre. — Le nombre des branchies varie d'une forme à une autre dans de grandes limites : de 6 à 80 paires.

Mais il peut aussi, dans une même espèce, n'être pas absolument constant ; suivant les individus, j'ai trouvé, de chaque côté, dans :

Boreochiton marginatus	de 15 à 20	branchies ;
B. marmoreus	de 15 à 22	—
Acanthochiton discrepans	de 15 à 20	—
A. zelandicus	de 23 à 29	—
Chitonellus striatus.	de 26 à 28	—
Onitochiton undulatus	de 32 à 34	—
Chiton olivaceus.	de 28 à 36	—
C. pellis-serpentis	de 41 à 44	—

Enfin, dans une même espèce, ce n'est pas seulement sur des individus différents qu'on peut observer des différences dans le nombre des branchies. En effet, celles-ci ne sont pas toujours paires, et l'on constate dans bien des

[1] Haller, *Die Organisation der Chitonen der Adria,* loc. cit., Bd IV, p. 381.

[2] Plate, *Mittheilungen über zoologische Studien an der Chilenische Küste*, loc. cit., p. 963.

Digitized by Google

cas, à ce point de vue, l'absence de symétrie sur un même individu. Suivant le côté, j'ai trouvé dans :

Acanthochiton zelandicus	28 ou 29, 24 ou 26;
A. discrepans	19 ou 20;
Boreochiton marmoreus	21 ou 22, 17 ou 18;
B. submarmoreus	18 ou 20;
B. marginatus, 6 asymétriques sur 12 individus pris au hasard, sans qu'un côté plutôt que l'autre ait un nombre de branchies prédominant (15, 16; 16, 17; 16, 18; 17, 18; 18, 19; 18, 20).	
Chitonellus striatus.	27 ou 28;
Onitochiton undulatus	32 ou 33;
Chiton pellis-serpentis	41 ou 42, 43 ou 44;
Lepidopleurus arcticus.	11 ou 12;
L. cajetanus	14 ou 15.

2° Distribution (et classification des rangées branchiales). — Cette distribution est aussi fort variée :

A. — A un premier point de vue, les rangées branchiales peuvent s'étendre de l'une à l'autre extrémité du pied (disposition *holobranche* de Simroth [1]); ou bien seulement sur une partie plus ou moins considérable de la longueur du pied, depuis la région postérieure (disposition *mérobranche* de Simroth).

Toutefois, l'étendue de ces rangées branchiales n'a pas, en réalité, la précision ni l'importance qu'elle paraît posséder à première vue; en effet :

a) En premier lieu, il n'y a pas de séparation nette entre les deux groupes, les branchies pouvant s'étendre assez près du bord antérieur du pied, sans y atteindre cependant et en laissant une petite étendue libre de branchies : formes presque holobranches ou à peine mérobranches (divers *Ischnochiton* [*I. pectinatus*, fig. 13; *I. longicymba*, fig. 3]; *Mopalia*, fig. 10; *Catharina; Boreochiton marginatus*, fig. 1).

[1] Simroth, *Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs*, Bd III, Malacozoa, p. 247.

Digitized by Google

b) Ensuite, on peut trouver parfois dans un même genre, des formes mérobranches et holobranches (*Acanthochiton craticulatus*, holobranche; les autres espèces, mérobranches), et le passage des rangées complètes aux rangées de plus en plus incomplètes :

Boreochiton marginatus (fig. 1) : rangée presque complète;
B. marmoreus (fig. 4) et *B. lineatus* : $^3/_4$ de rangée;
B. ruber : $^1/_2$ rangée environ.

c) Enfin, l'extension *en arrière* peut varier aussi, dans de certaines limites : la dernière branchie peut être assez voisine de l'anus (fig. 7, 8, 9, 11, 12, 16), ou assez bien en avant, la rangée pouvant cesser alors avant la séparation des 7e et 8e segments (*Ischnochiton magdalenensis*).

B. — A ce dernier point de vue, Plate a partagé les Chitonidæ en deux groupes de formes, qu'il a respectivement nommées *adanales* et *abanales*, caractérisant le premier par le fait que la dernière branchie postérieure s'y trouve *dans le même plan transversal que l'anus* [1], tandis que dans l'autre elle se trouve à une certaine distance en avant de ce dernier.

Or il y a ici encore une assez grande diversité :

En premier lieu, on trouve toutes les transitions depuis l'état où la branchie postérieure est strictement voisine de l'anus et celui où l'espace postérieur, libre de branchies, est le plus long.

D'autre part, dans les espèces *adanales* de Plate, la rangée branchiale peut se diriger réellement vers l'anus, de façon à y atteindre, ou bien *s'en écarter* vers l'extérieur, de manière à décrire une courbe à concavité extérieure (fig. 3, 13, 14) : les dernières branchies sont alors insérées non plus au fond de la rainure palléale, comme les autres, mais sur le manteau lui-même.

C. — Donc, quoique déjà plus précise que le groupement en holobranches et mérobranches, la division en adanales et abanales n'a pas non plus une

[1] Plate, *Ueber die Organisation einiger Chitonen*, loc. cit., p. 170 : « Die Riemen dehnen » sich... so weit nach hinten aus, dass die hinterste mit dem After *in derselben Querebene* » liegt (« Adanaler Typus »). »

Digitized by Google

netteté suffisante. Aussi avais-je été d'avis de caractériser plutôt les rangées branchiales d'après la grandeur relative de la dernière branchie et d'après la situation de la branchie la plus grande : j'avais ainsi proposé les dénominations métamacrobranches et mésomacrobranches [1].

Depuis, Plate a opposé à ces termes qu'ils étaient synonymes de ses noms abanales et adanales [2], parce qu'il avait indiqué comme caractère secondaire des abanales que la dernière ou l'avant-dernière branchie est la plus grande chez ces formes [3]. Je suis tout prêt à admettre cette synonymie, à condition que le caractère primaire de la dernière branchie *dans le même plan transversal que l'anus* chez les « adanales » soit supprimé, puisqu'il est inexact, et à condition encore que le terme adanal soit remplacé par un autre meilleur, puisqu'il prête à confusion, puisque le caractère qu'il indique manque de netteté, comme Plate le reconnaît lui-même [4], et puisque c'est précisément chez des espèces « adanales » que la dernière branchie est la plus *abanale* (*Ischnochiton magdalenensis; I. pectinatus :* fig. 13 ; *I. longicymba :* fig. 3).

Provisoirement, je continuerai donc à employer les mots métamacrobranches et mésomacrobranches, qui ne donnent pas lieu à confusion.

Les *métamacrobranches* sont les formes à dernière branchie la plus grande. Toutes sont *réellement* abanales, mais à rangées branchiales d'étendue variable :

a) *Acanthochiton craticulatus, Chiton Polii, Catharina, Mopalia, Boreochiton marginatus, Plaxiphora simplex* et *P. cœlata* sont holobranches ou presque holobranches (fig. 1, 10 et 21);

b) *Chitonellus, Amicula, Acanthochiton* (sauf *A. craticulatus*), *Boreochiton marmoreus, B. submarmoreus, B. lineatus* sont mérobranches (fig. 4, 6, 21, 36, 79).

1 Pelseneer, *Sur la morphologie des branchies, des orifices rénaux et génitaux des Chitons* (Bull. Sc. France et Belgique, t. XXXI, p. 25).

2 Plate, *Kritik des Aufsatzes von P. Pelseneer :* Sur la morphologie, etc. (Zool. Anz., 1897, p. 268).

3 Plate, *Ueber die Organisation einiger Chitoniden*, loc. cit., p. 170.

4 Plate, *Kritik*, etc., loc. cit., p. 271 : *Plaxiphora setiger* étant adanal, mais si voisin des formes abanales, qu'il peut être regardé comme intermédiaire entre les deux groupes.

Digitized by Google

Les *mésomacrobranches* sont les formes à branchie la plus grande plus ou moins en avant de la dernière. Y sont comprises : *a*) toutes les espèces dont la dernière branchie est réellement dans le même plan transversal que l'anus (mérobranches ou holobranches) et *b*) d'assez nombreuses formes dont la dernière branchie est assez écartée de l'anus (holobranches surtout) :

a) *Acanthopleura,* diverses espèces (fig. 12, 16); *Chiton lævigatus* [1] : holobranches. — *Lepidopleurus* (les diverses espèces : fig. 7, 9, 11); *Callochiton lævis* (fig. 8), *C. fuliginatus* [2]; *Schizochiton* (fig. 15) : mérobranches.

b) *Chiton squamosus* (fig. 14), *C. olivaceus* (fig. 2), *C. pellis-serpentis* (fig. 38), *C. jugosus, C. marmoratus, C. nigrovirescens; Ischnochiton* (fig. 3 et 13); *Onitochiton* (fig. 37); *Cryptochiton; Lorica; Tonicia elegans* [3] : holobranches ou presque holobranches. — *Lophyrus albus* (fig. 5) : mérobranche.

D. — Cette division est basée sur le double fait suivant :

α) La dernière branchie postérieure n'est pas comparable dans toutes les espèces;

β) Mais un point fixe pour la comparaison des rangées branchiales se trouve dans la position de l'orifice rénal.

En effet :

a) L'orifice rénal précède toujours immédiatement la dernière branchie de toutes les espèces « abanales » à dernière branchie la plus grande (c'est-à-dire des métamacrobranches) : *Chiton Polii, Boreochiton marginatus* (fig. 62), *Plaxiphora cœlata* et *P. simplex, Catharina tunicata, Mopalia Wossnessenskii :* holobranches, — et *Boreochiton marmoreus, B. submarmoreus, B. lineatus, B. ruber, Acanthochiton discrepans, A. fascicularis, A. zelandicus, A. Garnoti, A. porosus* (fig. 36), *Amicula Pallasi, Chitonellus striatus, C. larvæformis* (fig. 79) : mérobranches;

b) Réciproquement, dans tous les *Polyplacophora,* la branchie qui suit

[1] Tryon, *Manual of Conchology.* — Polyplacophora, pl. XXXIV, fig. 68.
[2] Adams, *The genera of recent Mollusca*, pl. LIII, fig. 2 *a*.
[3] Adams, *loc. cit.*, pl. LIII, fig. 5.

Digitized by Google

immédiatement l'orifice rénal est normalement la plus grande [1]. C'est ainsi que :

α) Dans les espèces à dernière branchie non située dans le plan de l'anus, et où la branchie la plus grande est plus ou moins en avant de cette dernière, l'orifice rénal se trouve immédiatement devant cette branchie la plus grande, de numéro variable suivant l'extension de la rangée et le nombre de branchies; c'est chez :

HOLOBRANCHES.

Onithochiton undulatus, devant la 3e (en comptant d'arrière en avant) (fig. 37);
Cryptochiton Stelleri, devant la 3e [2];
Ischnochiton sanguineus, devant la 3e;
— *pectinatus*, devant la 3e;
— *acutilatrus*, devant la 3e;
— *caribæorum*, devant la 3e;
— *magdalenensis*, devant la 4e;
— *fruticosus*, devant la 6e;
— *Mertensi*, devant la 6e;
Chiton nigrovirescens, devant la 6e;
— *olivaceus*. devant la 6e;
Ischnochiton longicymba, devant la 8e;
— *australis*, devant la 8e;
Lorica volvox, devant la 8e;
Chiton pellis-serpentis, devant la 9e (fig. 38);
— *jugosus*, devant la 9e;
— *marmoratus*, devant la 10e;
— *squamosus*, devant la 13e.

MÉROBRANCHE.

Lophyrus albus, devant la 6e;

[1] Plate (*Kritik*, etc., loc. cit., p. 271) cite cinq espèces, à rangée nombreuse, où la plus grande branchie est plus ou moins *en avant* de l'orifice rénal. Mais, dans ces espèces à rangée branchiale nombreuse, il peut être difficile de déterminer avec précision la branchie la plus grande de toutes, comme Plate le reconnaît lui-même (*loc. cit.*, p. 269); il est possible qu'il y ait aussi des variations individuelles anormales ou que, sur des spécimens conservés, la contraction ait agi inégalement.

[2] Je ne suis pas d'accord ici avec Plate (*Kritik*, etc., loc. cit., p. 272), qui n'a vu qu'une branchie postrénale.

Digitized by Google

β) Dans les formes à branchie postérieure dans le plan de l'anus, le nombre des branchies postrénales est toujours grand. Mais chez elles, toujours aussi la première branchie postrénale est la plus grande. C'est (en comptant d'arrière en avant), chez :

HOLOBRANCHES.

Acanthopleura incana, la 10e (fig. 16);
— *spiniger*, la 13e;
— *granulatus*, la 13e;
— *piceus*, la 15e;
— *sp.* (fig. 12), la 18e (ou 19e, suivant le côté).

MÉROBRANCHES.

Lepidopleurus cinereus, la 6e;
— *arcticus*, la 7e;
— *cajetanus*, la 8e (fig. 66);
Callochiton lævis, la 8e;
Schizochiton incisus, la 10e.

Dans ces « mésomacrobranches », on ne constate pas toujours une fixité parfaite du *nombre* des branchies postrénales. Chez *C. pellis-serpentis*, j'ai observé une fois 10 branchies postrénales de chaque côté, au lieu de 9, et chez *C. olivaceus*, quelquefois 7 ou 5; enfin, dans un grand *Acanthopleura sp.*, à 74 et 75 branchies, il y avait d'un côté 18, de l'autre 19 branchies postrénales, ce qui n'a rien d'étonnant quand on connait l'asymétrie fréquente des rangées branchiales. Toutefois, là comme ailleurs, c'est la première postrénale qui est la plus grande. Et, dans les métamacrobranches, le nombre des branchies postrénales n'a jamais varié : toujours, il n'y a qu'une seule branchie — la plus grande — après l'orifice rénal.

On a donc vu qu'il n'y a pas de limite précise à l'extension des rangées branchiales en avant ni en arrière, et que dans un même genre naturel on peut trouver soit des « holobranches » et des « mérobranches », soit des « adanales » et des « abanales ». Par contre, si l'on détermine les rangées branchiales d'après un point morphologiquement invariable — qui est

Digitized by Google

l'orifice rénal extérieur —, on constate que jamais dans un même genre il n'y a un mélange de mésomacrobranches et de métamacrobranches.

E. — Le point invariable dans les rangées branchiales ne pouvait être pris dans la position de l'ouverture génitale. Car celle-ci n'a pas, dans la série des branchies, la constance et la régularité de l'orifice rénal.

En effet, cette ouverture génitale se trouve, même dans des formes voisines, à des distances variables de la branchie postrénale (même dans les métamacrobranches), quoique toujours en avant de l'orifice rénal, et au commencement du 7e « segment ». L'espace qui sépare l'orifice rénal de l'orifice génital peut être occupé par :

a) Une seule branchie :

α) Beaucoup de métamacrobranches (tant holobranches que mérobranches) : *Boreochiton marginatus* (fig. 64), *B. marmoreus, B. submarmoreus, B. ruber, B. lineatus; Plaxiphora simplex, P. cœlata; Chiton Polii; Amicula vestita; Acanthochiton fascicularis;*

β) D'assez nombreux mésomacrobranches : *Chiton olivaceus* [1], *C. squamosus, C. marmoratus, C. nigrovirescens* [2]; *Lorica volvox; Lophyrus albus; Lepidopleurus cajetanus* (fig. 69), *L. arcticus, L. cinereus.*

b) Deux branchies :

α) Dans quelques métamacrobranches : *Mopalia Wossnessenskii; Acantochiton discrepans, A. zelandicus, A. Garnoti;*

β) Chez de nombreux mésomacrobranches : *Chiton pellis-serpentis* (fig. 38) [3], *C. jugosus; Ischnochiton Mertensi, I. australis, I. sp.* (voisin de *longicymba;* provenance : Japon), *I. fruticosus, I. caribœorum, I. sanguineus* [4]; *Acanthopleura incana* (fig. 16), *A. picea, A. spiniger* [5], *A. granulata* [6]; *Callochiton lœvis; Schizochiton incisus; Cryptochiton Stelleri.*

[1] Quelquefois deux ou trois branchies; on verra plus loin que cette variabilité se retrouve dans d'autres espèces, comme PLATE l'a déjà reconnu aussi (*Kritik, etc.*, loc. cit , p. 274).

[2] Une fois deux, une fois quatre.

[3] Une fois une de chaque côté, une fois une d'un côté, deux de l'autre.

[4] Grand spécimen des Barbades; d'autres individus en ont trois.

[5] Une fois trois.

[6] Une fois trois, une fois quatre.

Digitized by Google

c) Trois branchies :

Acanthochiton porosus (fig. 36), *A. craticulatus; Onitochiton undulatus* (fig. 37); *Ischnochiton longicymba* [1], *I. pectinatus, I. acutilatrus, I. magdalenensis* [2];

d) Quatre branchies, dans *Catharina tunicata;*

e) Sept branchies, dans *Chitonellus striatus;*

f) Neuf branchies, dans *Chitonellus larvæformis;* intervalle maximum que j'ai constaté (fig. 79).

3° Valeur morphologique des rangées branchiales. — L'examen d'espèces métamacrobranches *seules* m'avait autrefois fait croire : *a*) que les rangées branchiales complètes étaient primitives, et *b*) que par disparition progressive des branchies antérieures, la dernière seule avait persisté (chez *Chætoderma,* par exemple : fig. 68, IV) et correspondait à la paire unique des autres Mollusques (Céphalopodes Tétrabranches exceptés) [3].

A. — Pour ce qui est du premier point, je considère qu'il faut l'abandonner; en effet :

a) La différence du nombre des branchies dans des rangées de même longueur (80 — 15) montre que ces rangées de même longueur ne sont pas strictement homologues;

b) D'autre part, la variabilité du nombre des branchies dans une même espèce et la fréquente asymétrie des rangées chez un même individu font voir que dans les rangées branchiales il n'y a pas une métamérie vraie ou originelle, mais une répétition secondaire d'organes.

Plate [4] exprime de son côté la même opinion. Mais pour lui, *toutes* les branchies des Chitons sont des néoformations, et dans la rangée branchiale entière, il n'y a *rien* d'homologue aux cténidies des Mollusques : ces bran-

[1] Une fois deux.

[2] Une fois quatre.

[3] Pelseneer, *Sur le pied de* Chitonellus *et des* Aplacophora (Bull. scient. France et Belgique, t. XXII, p. 492).

[4] Plate, *Bemerkungen über die Phylogenie und die Entstehung der Asymmetrie der Mollusken*, loc. cit., p. 169.

Digitized by Google

chies y sont seulement *analogues*. En outre, pour lui, la répétition des branchies a commencé *au milieu* du corps.

B. — Pour ce qui concerne ces derniers points, je suis arrivé à une conclusion différente, et je conserve la manière de voir exprimée dans la deuxième partie du littéra *b* ci-dessus, c'est-à-dire que la dernière branchie des métamacrobranches est l'équivalent d'une branchie des autres Mollusques. Je dirai donc :

a) Les Chitons ont la cténidie originelle équivalente à celle des autres Mollusques; elle se trouve dans la région postérieure : c'est la première branchie postrénale;

b) C'est à partir de cette dernière, donc dans la région *postérieure* du corps, que la multiplication des branchies a pris place.

En effet :

a) La branchie des Chitons qui correspond à la cténidie originelle des Mollusques est la plus grande [1], la première postrénale. Dans tous les Chitons, elle est toujours comparable, et elle seule peut l'être, par sa taille, par ses rapports avec l'orifice du rein, par sa situation constante dans le 7[e] « segment », au voisinage immédiat de la grande veine antérieure arrivant à l'oreillette (fig. 60, I, IV) [2]; elle se trouve dans la région postérieure du corps et non loin de l'anus, comme chez les autres Mollusques primitifs; elle correspond ainsi à la cténidie des « Prorhipidoglosses » (et de leurs descendants) et de *Chætoderma* (où elle est située

[1] Au moins chez tous les Métamacrobranches et la plupart des Mésomacrobranches, si l'observation montre que dans quelques-uns de ces derniers la plus grande branchie est un peu en avant de l'orifice rénal.

[2] On a vu plus haut que lorsqu'il n'y a qu'une paire de communications ventriculo-auriculaires, cette paire (qui est l'antérieure et la primitive) se trouve aussi dans le septième segment, en regard du grand vaisseau afférent principal (et certainement primitif aussi) de l'oreillette. — Ce qui confirme encore que la branchie postrénale est bien la première que les Chitons aient eue, c'est le fait que, en arrière de cette branchie, les vaisseaux branchiaux n'ont plus *les mêmes rapports* avec le cordon nerveux palléal : dans les Métamacrobranches, *toutes* les branchies ont le cordon nerveux *entre* leurs deux grands vaisseaux (afférent et efférent) (fig. 33, V, VII, XIV; fig. 41, V, VI, X; fig. 57, 67, 72, 74, 78, 82, 86). Au contraire, chez les Mésomacrobranches, toutes les branchies postrénales — *la première exceptée* (donc toutes les branchies qui manquent aux Métamacrobranches) — ont leurs *deux vaisseaux au côté externe* du cordon nerveux palléal (fig. 64, VII et VIII).

Digitized by Google

aussi extérieurement au cordon nerveux palléal et *entre* l'orifice rénal et l'anus) [fig. 68, II, IV] [1].

b) La multiplication des branchies s'est faite à partir de la première branchie postrénale (au côté extérieur des conduits rénaux et génitaux : fig. 41, 42, 61, 74, 78, 86) et non à partir du milieu du corps. Elle s'est effectuée surtout en avant, et dans de nombreux cas aussi en arrière [2], de sorte qu'il faut également considérer les dernières branchies postérieures des formes adanales comme des néoformations [3]. Enfin, cette multiplication s'est faite en nombre variable suivant les groupes et les espèces, et parfois même, comme on l'a vu plus haut, suivant les individus ou suivant le côté du corps. Mais en arrière, cette répétition s'est produite dans deux directions assez différentes :

α) Vers la ligne médiane, de façon à atteindre l'anus (exemple, fig. 8);

β) Vers l'extérieur (exemple, fig. 14).

L'origine de la multiplication des branchies s'explique par des anomalies que présentent parfois actuellement ces organes [4], dans lesquels j'ai observé notamment :

La bifurcation, chez *Acanthochiton zelandicus ;*

[1] Car l'orifice rénal n'est pas originairement entre la branchie et l'anus, comme l'indique PLATE (*Bemerkungen über die Phylogenie und die Entstehung der Asymmetrie der Mollusken*, loc. cit., p. 169). Ce n'est pas en avant de l'orifice génital qu'il faudrait chercher la cténidie, comme le suggère PLATE (*Kritik, etc.*, loc. cit., p. 276); car chez les Mollusques archaïques, la cténidie a les mêmes rapports que la branchie postrénale des Chitons. En effet, dans les Nautiles, chaque branchie se trouve en arrière de l'orifice rénal correspondant, entre celui-ci et le rectum, ramené secondairement en avant; — de même dans les Nuculides, les branchies se trouvent en arrière des orifices rénaux, entre eux et l'anus (fig. 205); enfin, chez les Rhipidoglosses, c'est entre le rectum et les reins que passent encore les vaisseaux afférents des branchies et leurs nerfs (fig. 206).

[2] Dans les Lamellibranches et les Gastropodes (*Trochus*, etc.), l'extension de la surface respiratoire s'est faite dans la gouttière palléale, vers la partie *morphologiquement* antérieure, par *allongement* de la branchie et non par sa multiplication. Tandis que chez les Chitonides, cette extension a eu lieu, dans la gouttière palléale aussi, en avant et assez souvent en arrière, mais toujours par multiplication.

[3] C'est aussi l'avis de PLATE (*Ueber die Organisation einiger Chitoniden*, loc. cit., p. 171).

[4] Des anomalies analogues ont été rencontrées également par PLATE, chez *Acanthopleura echinata* (*Die Anatomie und Phylogenie der Chitoniden* [ZOOL. JAHRB., Suppl., IV], fig. 95-97).

Digitized by Google

La trifurcation, chez *Boreochiton marginatus* (fig. 17 et 18), chez *Plaxiphora cœlata* (fig. 21) et chez *Ischnochiton sp.* (des Barbades), (fig. 19 et 20), où c'est précisément la première postrénale qui est presque entièrement divisée.

Les cas de discordance du nombre des branchies à droite et à gauche sont vraisemblablement la conséquence de multiplications; la position de l'orifice rénal extérieur permet alors de voir dans quelle région des branchies supplémentaires ont pris naissance.

7. **Reins.** — Chez *Boreochiton marginatus,* ce sont les seuls organes dont les cellules soient nettement colorées, à la suite d'injections d'indigo-carmin, au bout de vingt-quatre heures.

Quant à leur extension (dans la même espèce), ils vont du « segment » 2 (où ils pénètrent par leurs ramifications antérieures) jusqu'au 8e (fig. 71)[1].

Leur forme est celle d'un tube replié sur lui-même (le coude en avant). Les deux branches en sont respectivement placées : en arrière, l'une (postéro-antérieure) au-dessus de l'autre (fig. 41, XIII, XIV; fig. 86, IV, X), et en avant (chez *B. marginatus*), la même branche au dehors (fig. 72, I, VIII). Ces branches sont distinctes depuis la fin du 3e segment (fig. 71), tandis que dans divers mésomacrobranches, elles ne sont pas distinctes aussi loin en avant[2], non plus que dans des *Acanthochiton*[3] : la branche postéro-antérieure devient de plus en plus courte, ce qui est évidemment un caractère de spécialisation, comme Plate l'a déjà reconnu.

Dans le 8e « segment », il n'y a que la branche terminale (antéro-postérieure : fig. 33, IV; 34, VIII; 57, IV) formant cæcum en arrière de la « chambre urinaire » ou dilatation de cette branche au niveau de l'orifice extérieur (fig. 71, VII).

[1] Dans les *Acanthochiton* et *Chitonellus* (mérobranches), les reins s'étendent sensiblement aussi loin en avant : il semble donc qu'il n'y a pas de relation entre l'extension des reins et des rangées branchiales.

[2] PLATE, *Die Anatomie und Phylogenie der Chitonen*, loc. cit., fig. 44.

[3] SEDGWICK, *On certain Points in the Anatomy of Chiton* (PROC. ROY. SOC. LONDON, 1881, p. 123).

Digitized by Google

Orifices. — *a*) L'orifice interne ou péricardique est dans le 7e « segment » (fig. 71, IV); il se trouve latéralement, à la face inférieure du péricarde, sous l'oreillette (fig. 41, IV; 62, IV; 65; 70, II). Il ne se colore pas après injection d'indigo-carmin. Les noyaux des cellules de l'entonnoir cilié sont très superficiels (fig. 70, II).

b) L'orifice externe se trouve aussi dans le 7e segment (fig. 71), en avant de la plus grande branchie, comme il a été vu plus haut, et en dehors du cordon nerveux palléal (fig. 41, IX; 67, XVI), dans les diverses espèces.

Ramifications. — Chez *B. marginatus,* la branche initiale (postéro-antérieure) présente, dans chaque « segment » (du 3e au 6e), deux houppes de ramifications dirigées en dehors (plus ou moins dorsalement)[1]; mais elle ne montre aucune ramification vers l'axe du corps (fig. 71).

Quant à la branche terminale, elle offre des ramifications horizontales vers l'axe, sur le pied, s'étendant seulement jusque vers le cordon nerveux pédieux (fig. 72), le dépassant un peu dans la partie tout à fait postérieure seulement (segments 7 et 8). En outre, cette branche possède des ramifications dirigées en dehors, jusqu'au cordon latéral, sous les ramifications de l'autre branche (fig. 72); celles-ci sont, comme les internes, nombreuses et serrées.

8. **Organes génitaux.** — 1° Glande. — Impaire, dans les diverses espèces examinées, elle s'étend dorsalement, en avant du péricarde et parfois loin en arrière, sous le péricarde (*B. marginatus,* mâle et femelle : fig. 34, V; *Ischnochiton longicymba*). Chez *B. marginatus,* les mâles sont facilement reconnaissables à la couleur rouge du testicule (il en est de même chez *C. Polii,* d'après Sabatier).

Dans les quelques formes que j'ai étudiées à ce point de vue, je n'ai pu réussir à trouver un follicule ovarique entourant chaque ovule mûr (Haller[2],

[1] Plate a observé une « segmentation » analogue chez *Acanthopleura aculeata* (*Sitzungsber. Gesellsch. naturf. Freunde Berlin,* 1895, p. 157).

[2] Haller, *Die Organisation der Chitonen der Adria,* loc. cit., fig. 48.

Digitized by Google

Sabatier [1], Garnault [2], Plate [3]). J'ai vu, comme dans le testicule (fig. 73), des plissements intérieurs de l'épithélium germinatif (fig. 75, v), dans lesquels circulent des ramifications de l'aorte; et sur les faces de ces plis épithéliaux se trouvent des cellules ovulaires. Mais je n'ai jamais vu de ces cellules entourées individuellement par un follicule cellulaire (*Boreochiton marginatus; Lepidopleurus cajetanus; Plaxiphora cœlata; Chitonellus*).

Les jeunes ovules ont une surface lisse; un peu plus âgés, ils sont profondément morulés (ce qui donne une apparence de segmentation sur des coupes presque tangentielles : fig. 85); mais ils n'ont qu'un seul noyau, bien entendu : *Boreochiton marginatus* (fig. 83, 84), *C. olivaceus* (fig. 85). Cet aspect a disparu dans les ovules plus mûrs; ceux-ci sont entourés alors d'un chorion ou coque chitineuse (qui, à l'époque de la maturité complète, est un grand obstacle aux coupes). Ce chorion est formé de pièces polygonales plus ou moins saillantes (comme il en existe dans beaucoup d'autres espèces) [4].

La disparition de l'aspect morulé, immédiatement suivie de la formation du chorion à pièces multiples, conduit à cette conclusion, que la morulation est une préparation à la production de la coque, et que celle-ci est une sécrétion de l'ovule et non d'un follicule cellulaire.

Dans les ovules de *B. marginatus* (fig. 77) et de *Plaxiphora cœlata* (fig. 75, 76), j'ai constaté l'existence de corpuscules vitellins, parfois multiples, de taille très considérable, se colorant comme la chromatine des noyaux; ils sont nettement délimités, ont un aspect homogène et souvent un volume plus considérable que la partie chromatique du noyau [5].

2° Conduits et orifices. — A. *Position et rapports des conduits.* — Ils ne sont pas ventraux, comme l'indique par erreur Haller, dans son explica-

1 Sabatier, *Revue des sc. nat. Montpellier*, sér. 3, t. IV, p. 429-444.

2 Garnault, *Recherches sur la structure et le développement de l'œuf et de son follicule chez les Chitonides* (Arch. de Zool. Exp., sér. 2, VI).

3 Plate, *Die Anatomie und Phylogenie der Chitoniden*, loc. cit., fig. 62.

4 von Jhering, *Beiträge zur Kenntniss der Anatomie von Chiton* (Morph. Jahrb., Bd IV, pl. V, fig. 2, 3). — Kowalevsky, *Embryogénie du* Chiton Polii, loc. cit., fig. 1-3.

5 Ils paraissent semblables à ce qu'a observé Sabatier (*loc. cit.*, pl. XIX, fig. 18).

Digitized by Google

tion des planches, et comme le reproduit Simroth, d'après lui [1]; ils sont au côté dorsal de la glande (fig. 73, 75, 79, 80, 86). Ils se trouvent à la partie antérieure du péricarde (fig. 65, II), souvent au-dessous (fig. 32, XIII; 75, VI; 80, III; 82, III).

Dans la grande majorité des espèces, les conduits génitaux passent, comme les conduits rénaux, extérieurement (c'est-à-dire dorsalement) au cordon nerveux palléal, entre le vaisseau branchial afférent et ce cordon : *Boreochiton marginatus* (fig. 86, V), *Plaxiphora cælata* (fig. 42, IV), *Lepidopleurus cajetanus, Chitonellus* (fig. 82, VIII), *Ischnochiton longicymba, C. olivaceus,* etc. Toutefois, Haddon a constaté le premier que chez *Boreochiton ruber,* ce conduit passe intérieurement (c'est-à-dire ventralement) à ce cordon nerveux et même au vaisseau branchial afférent [2]. J'ai pu confirmer cette observation sur plusieurs spécimens de *B. ruber* (fig. 78); Plate l'a fait également de son côté et a reconnu la même disposition dans l'espèce voisine, *B. marmoreus;* il a en outre suggéré [3], d'après la situation de l'orifice génital extérieur, que *Catharina* pourrait être dans le même cas : supposition dont je puis confirmer l'exactitude par l'observation directe (fig. 74).

L'extrémité extérieure élargie de l'oviducte de *Lepidopleurus cajetanus* (fig. 69, IV) est la « poche glandulaire » que Thiele a indiquée entre les 7e et 8e branchies [4]. Dans les spécimens que j'ai étudiés, cet élargissement n'était pas empli de sperme, comme dans ceux qu'a observés Plate [5].

B. *Structure et homologies des conduits.* — Ni Haller ni Haddon n'ont décrit en détail la structure des diverses régions de ces conduits. Or leur terminaison intérieure a la structure d'un orifice réno-péricardique : elle constitue une trompe, ou entonnoir cilié (fig. 80), qui se prolonge dorsalement assez en avant (jusqu'en IV). Cette terminaison n'est donc pas con-

1 SIMROTH, *Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs.* Malacozoa, p. 288, fig. 29.

2 HADDON, *On the generative and urinary ducts in Chitons* (PROC. ROY. DUBLIN SOCIETY, new ser., vol. IV, pl. X, fig. 1, *o. od*).

3 PLATE, *Kritik, etc.*, loc. cit., 274.

4 THIELE, *Das Integument der Chitonen* (BIOL. CENTRALBL., XI. Bd, p. 726).

5 PLATE, *Ueber die Organisation einiger Chitonen,* loc. cit., p. 176.

Digitized by Google

formée comme dans le conduit génital cénogénétique des Gastropodes (exemples : *Emarginula,* fig. 124, x; *Odostomia,* fig. 204) ou des Lamellibranches (fig. 199) et Scaphopodes (fig. 190). Cet entonnoir a une structure épithéliale mésodermique, à cellules toutes pareilles; en outre, la partie initiale du conduit génital est caractérisée par ses cellules d'apparence boursouflée, colorées en jaune brun, comme il s'en trouve aussi à la partie initiale du rein [1].

De ces particularités de structure et des rapports avec le cordon nerveux palléal dans la majorité des espèces, on arrive naturellement [2] à cette conclusion, que les conduits génitaux des Chitonides sont des *néphridies* s'ouvrant dans la partie génitale du cœlome primitif, partie dont la surface entière donne maintenant des éléments reproducteurs. Ces néphridies n'ont évidemment plus de fonction excrétrice : elles ne bleuissent en aucun point après injection d'indigo-carmin.

Ainsi disparaît l'anachronisme qui semblait exister dans les conduits génitaux des Chitonides : ce sont des néphridies, comme dans les Céphalopodes (fig. 126, *a, b, c*), homodynames aux reins des Mollusques, et, comme dans les Céphalopodes, morphologiquement antérieures aux néphridies rénales; tandis qu'elles ne sont pas homologues aux conduits génitaux des formes plus spécialisées (Gastropodes, Lamellibranches), qui sont en grande partie détachés des reins fonctionnels (fig. 126).

C. *Orifices génitaux.* — Leur position a été indiquée plus haut, à propos des branchies.

II. — DOCOGLOSSES (ou PATELLIENS) [3].

1. **Téguments.** — *Patella* présente, le long du bord antérieur du pied, des follicules glandulaires allongés, ressemblant à ceux que certains

[1] Sedgwick, *loc cit.*, p. 125.

[2] Contre l'opinion de Goodrich (*Quart. Journ. Micr. Sc.*, 1895, p. 486), d'après lequel les conduits génitaux des Chitons ne sont pas homologues à des entonnoirs péricardiques.

[3] Espèces étudiées : *Patella vulgata* (Manche); *Helcion pellucidum* (Manche); *Acmæa virginea* et *A. testudinalis* (Atlantique), *A. Gussoni* (Méditerranée); *Lepeta cæca* (Mer Blanche).

Digitized by Google

Chitonides possèdent à la même place; ces follicules s'ouvrent au dehors par plusieurs pores (fig. 92, XXIII).

Des glandes palléales particulièrement développées existent, chez *Acmæa,* tout le long du bord du manteau (fig. 90, XII). Quant aux papilles rétractiles du bord palléal, elles possèdent chacune, chez *Patella,* un petit ganglion nerveux situé à leur base et relié au nerf circumpalléal (fig. 92, II).

2. **Système nerveux**. — 1° COMMISSURE VISCÉRALE. — Elle est presque entièrement contenue dans la moitié droite du corps (fig. 89). Elle présente, à la naissance des nerfs branchiaux ou osphradiaux, des ganglions supra- et infra-intestinaux bien développés (IX et XI).

Le nerf branchial de *Acmæa* (fig. 89, I) est absolument comparable à celui de *Trochus* (fig. 148, XIV), par tous ses rapports; la seule différence est que, dans *Acmæa,* la distance entre les ganglions supra-intestinal et osphradial est beaucoup plus grande.

Le nerf palléal gauche passe au voisinage immédiat du nerf branchial et de l'osphradium (*Acmæa,* fig. 90, IV, VII); néanmoins il n'y a pas d'anastomose palléale dans les Patelliens [1].

Les deux grands nerfs palléaux ont une anastomose palléale supra-rectale: c'est l'arc antérieur du nerf circumpalléal (fig. 92, II).

2° SYSTÈME STOMATO-GASTRIQUE. — Tous les genres étudiés possèdent la commissure labiale, disposée comme chez les Chitonides, et dont naît, comme dans ces derniers, la commissure stomato-gastrique. Chez *Acmæa,* elle est aussi développée que chez *Patella* (fig. 92, XXVI) et ne constitue nullement une « apparence », comme le dit Haller [2]. Dans *Lepeta,* elle est également très forte et épaisse (fig. 102, IX) [3].

[1] BOUVIER, *Système nerveux, Morphologie générale et Classification des Gastéropodes Prosobranches* (ANN. D. SC. NAT., Zool., sér. 7, t. III, tableau final) range les Docoglosses parmi les *dialyneures*. Cependant, rien dans son texte ni dans ses figures ne montre non plus chez eux l'anastomose palléale des dialyneures.

[2] HALLER, *Studien über Docoglosse und Rhipidoglosse Prosobranchier*, p. 36.

[3] Confirmation des observations de THIELE, d'après lequel cette commissure existe dans les « trois familles de Docoglosses » (*Zur Phylogenie der Gastropoden*, BIOL. CENTRALBL., Bd XV, p. 223).

Digitized by Google

3° Osphradies. — Les ganglions osphradiaux ne sont nullement les ganglions supra- et infra-intestinaux [1] (qui existent sur la commissure viscérale des Patelliens); ils correspondent exactement aux ganglions « branchiaux » ou osphradiaux des *Scissurella* (fig. 112, IV; 114, X; 116, XII) et *Trochus* (fig. 148, XIV).

L'osphradium gauche de *Acmœa* est manifestement plus gros que l'autre. La structure de cet organe chez *Helcion* est la même que chez *Patella* [2], c'est-à-dire qu'il présente, annexée au ganglion, une partie qui paraît être une glande sanguine (fig. 99, I).

Quant aux « organes subradulaires », je n'en ai trouvé de trace dans aucun des quatre genres étudiés, non plus que des nerfs qui s'y rendraient, partant de la commissure pédieuse, d'après Haller [3].

3. **Système circulatoire.** — *Helcion* possède un bulbe aortique (fig. 100, II) comme *Patella,* tandis que chez *Acmœa* il n'y en a pas de distinct. L'artère génitale résulte de la bifurcation de l'aorte, qui donne en outre l'artère antérieure; c'est la jonction intrapéricardique des deux artères qui constitue le bulbe.

4. **Branchie.** — D'après Thiele, la branchie de *Acmœa* ne serait pas homologue à celle de *Trochus* (et des autres Gastropodes). Mais l'écart entre l'osphradium et la branchie, auquel il fait allusion, n'est pas réel (voir fig. 89, IV et XIV) : l'osphradium est éloigné du sommet de la branchie, parce que celle-ci est libre sur une plus grande longueur que chez *Trochus.* Et, d'un autre côté, l'innervation est identique à celle de la branchie de *Trochus* (fig. 148, XIV) : le nerf branchial naît du ganglion supra-intestinal, passe devant le péricarde, présente un ganglion osphradial à la base de la branchie, puis longe le côté efférent de celle-ci (fig. 91, II, IV; fig. 89, I).

1 Comme le veut Bouvier, *loc. cit.*, pl. I, fig. 1, *sb*, *sp*.

2 Bernard, *Recherches sur les organes palléaux des Gastéropodes Prosobranches* (Ann. d. sc. nat., Zool., sér. 7, t. IX, pl. XII, fig. 59).

3 Haller, *Studien über Docoglosse und Rhipidoglosse Prosobranchier*, pp. 3 et 37, pl. I, fig. 1, *s* et pl. IX, fig. 97. Mes constatations s'accordent avec celles de Thiele (*Zur Phylogenie der Gastropoden,* loc. cit., p. 225).

Digitized by Google

5. **Reins.** — L'asymétrie des reins est connue chez les Patelliens; les quatre genres étudiés sont identiques à ce point de vue; dans chacun aussi, les deux orifices extérieurs se trouvent aux deux côtés de l'anus.

Chaque glande rénale est profondément divisée dans *Patella* (fig. 98, I, V) et *Helcion* (fig. 100, VI, IX); elles le sont beaucoup moins dans *Acmœa*. Chez *Lepeta,* les reins sont très simples, non ramifiés ni trabéculés (fig. 103, V, XVI). Le rein droit s'y étend tout autour du corps, jusqu'à la partie antérieure du côté gauche, où il se termine en cul-de-sac, sans rejoindre la partie antérieure de droite, comme il le fait dans les Patelles très adultes [1]; en même temps il pénètre aussi, au côté droit, sous les viscères (fig. 104, VII); il s'ouvre extérieurement très en dehors de l'anus et plus en arrière.

Quant aux rapports de voisinage entre les deux reins en avant (au-dessus du rectum), il n'y a pas *contact* entre eux, comme l'affirme Perrier [2]; ils ne sont pas accolés, comme le montre la coupe passant par le point de plus petite distance (fig. 98, VI).

Fonctionnellement, les reins de *Patella* sont tous deux excréteurs :

1° Ils bleuissent tous deux par l'indigo carmin, vingt-quatre heures après l'injection;

2° Tous deux sécrètent de l'acide urique [3];

3° Tous deux ont sensiblement la même structure (comme Perrier l'avait déjà noté); quant à l'aspect, le rein gauche est souvent moins pigmenté.

Communications réno-péricardiques. — Je n'ai trouvé aucun espace cœlomique autre que le péricarde. Ce qui a été décrit comme cœlome dans les Patelliens (comme chez *Puncturella,* voir plus loin) appartient incontestablement au rein droit [4]. Dans de jeunes individus, on peut voir un espace

1 WEGMANN, *Notes sur l'organisation de la* Patella vulgata (REC. ZOOL. SUISSE, t. IV, p. 295).

2 PERRIER, *Recherches sur l'anatomie et l'histologie du rein des Gastropodes Prosobranches* (ANN. D. SC. NAT., Zool., sér. 7, t. VIII, p. 170) : « *cloison mince* qui sépare les deux reins ».

3 GRIFFITHS, *On the nephridia and liver of* Patella vulgata (PROC. ROY. SOC. LONDON, vol. XLII, p. 393).

4 HALLER, *Studien über Docoglosse und Rhipidoglosse Prosobranchier,* fig. 4, pl. I (comparer cette figure avec la figure 104 du présent travail).

Digitized by Google

cœlomique à épithélium distinct (fig. 96, VI); mais il n'a plus de relations avec le péricarde : c'est le rudiment de la glande génitale, à produits non développés encore. Il ne peut donc sûrement y avoir de communication rénale avec le cœlome, comme Haller en décrit, au travers du foie, chez les Acmæidæ [1]; il n'en existe que de directes, avec le péricarde.

Cette question des communications réno-péricardiques chez les Docoglosses demeure toujours controversée.

Certains auteurs en indiquent une pour chaque rein [2]. D'autres, plus récents, n'en reconnaissent qu'au droit [3]. Enfin, le dernier venu nie toute communication réno-péricardique [4]. La réelle difficulté d'observation explique cette diversité d'opinions.

Je dirai immédiatement que j'ai constaté deux communications réno-péricardiques [5]. Mais :

A. — Elles ne sont pas telles que les figure Cunningham, *courtes* et entièrement l'une et l'autre dans une seule coupe transversale. Il est en effet impossible de voir *complètement,* dans une seule coupe (transversale ou oblique quelconque), un conduit de communication depuis le péricarde jusqu'au rein (*a fortiori* les deux conduits entiers). Et leur position ne concorde pas davantage avec celle figurée par Cunningham : c'est *sous* le rectum et non à sa gauche que le conduit péricardique pénètre dans le rein droit (fig. 88, VI; 98, IV; 100, VII).

B. — Le conduit unique vu par Perrier (le droit) ne correspond pas non plus, d'après la figure restreinte qu'il en donne [6], au conduit réno-

1 HALLER, *loc. cit.*, p. 14.

2 CUNNINGHAM, *The renal organs (nephridia) of* Patella (QUART. JOURN. MICR. SC., vol. XXIII, p. 371). — GIBSON, *Anatomy and physiology of* Patella vulgata (TRANS. ROY. SOC. EDINBURGH, t. XXXII, pp. 618, 619).

3 HALLER, *Studien,* etc., pp. 15, 49-50. — PERRIER, *loc. cit.*, p. 269. — THIELE, *Zur Phylogenie der Gastropoden,* loc. cit., p. 229.

4 VON ERLANGER, *On the paired nephridia of Prosobranchs* (QUART. JOURN. MICR. SC., vol. XXXIII, pp. 602 à 604).

5 Pendant l'impression de ce travail a paru un article de GOODRICH (*On the Reno-pericardial Canals in Patella* [QUART. JOURN. MICR. SC., vol. XLI, p. 323]), qui est arrivé au même résultat.

6 PERRIER, *loc. cit.*, fig. 3, pl. V.

Digitized by Google

péricardique droit; car celui-ci n'est cilié qu'à son orifice rénal et non pas au point où il arrive à la cavité péricardique « proprement dite ».

Il y a un grand intérêt morphologique à pouvoir dissiper l'incertitude qui règne sur ce point : il est, en effet, important de savoir s'il est des Gastropodes à deux reins chez lesquels existent les deux orifices péricardiques; car dans les autres binéphridiés (Rhipidoglosses), on a établi jusqu'ici qu'un seul rein communique avec le péricarde [1]. Je figurerai donc quelques-unes de mes préparations avec plus de détail que le dessin schématisé de Cunningham.

Ce n'est pas aux points des reins les plus voisins du péricarde que naissent les conduits réno-péricardiques (ce qui peut vraisemblablement s'expliquer par le déplacement qu'a subi le péricarde : voir plus loin). Leur origine est placée vers la partie antérieure des reins (fig. 100), là où ceux-ci sont encore séparés du péricarde par le fond de la cavité palléale.

Ces terminaisons rénales se trouvent sur la face ventrale des reins : celle de droite au bord gauche de l'organe sous le rectum, celle de gauche sur le plancher de la chambre rénale vers le milieu.

A partir des reins, ces conduits de communication sont orientés en arrière (et légèrement vers la gauche, où est placé le péricarde), celui de droite passant sous le rectum (fig. 93, III). Ils s'ouvrent à la face dextre du péricarde.

Mais les conduits proprement dits (entonnoirs ciliés) sont excessivement courts. La plus grande partie des canaux de communication réno-péricardiques est constituée par des *prolongements* du côté droit du péricarde, présentant le même épithélium plat que celui-ci. Et c'est seulement la portion « rénale » extrême qui possède un épithélium plus élevé et cilié; elle forme une petite papille saillante, en venant s'ouvrir dans la cavité des reins (fig. 97, I).

Helcion a les orifices réno-péricardiques comme ceux de *Patella* (fig. 100). Chez *Acmœa*, la communication des reins avec le péricarde est aussi directe [2], pareille à celle que Haller a vue pour le rein droit chez

[1] L'examen que j'ai fait de *Cemoria* ne me permet pas d'admettre les deux orifices que HALLER a décrits dans ce genre (*loc. cit.*, fig. 141).

[2] Et non nulle, comme l'a dit VON ERLANGER, *loc. cit.*, pp. 603, 604.

Digitized by Google

Patella magellanica [1], c'est-à-dire avec un long prolongement péricardique vers la droite (fig. 88, VI).

III. — RHIPIDOGLOSSES.

1° Scissurella [2].

1. Téguments. — 1° PIED. — *S. lytteltonensis* possède de chaque côté les appendices épipodiaux suivants :

Un derrière et sous le tentacule céphalique (comme chez *S. costata*) [3];

Trois vers la partie postérieure, les deux premiers courts, le postérieur long (fig. 107, VII). Tous ces appendices sont papilleux, comme les tentacules céphaliques eux-mêmes.

Dans *S. costata*, il y a sous chaque tentacule épipodial un « cirre » cespité, ressemblant absolument à ceux qui existent chez *Trochus magus* (fig. 142, II et IV) sous l'épipodium, en nombre correspondant à celui des tentacules épipodiaux : ils y sont indubitablement équivalents. Ils ressemblent également aux appendices épipodiaux des larves de *Fissurella gibba* [4] et à l'appendice qui se trouve sous le troisième tentacule épipodial de *Gena* [5].

Le pied de *S. costata* possède une glande pédieuse antérieure invaginée dont la section, en avant, est trilobée (fig. 108, VII). L'opercule est multispiré dans les deux espèces. Le muscle columellaire est constitué par deux parties symétriques (*S. lytteltonensis*, fig. 106, VIII).

2° MANTEAU. — Il est fendu au-dessus de l'anus (fig. 106, III; 107, V), comme chez *Pleurotomaria*. Il présente intérieurement deux glandes hypobranchiales asymétriques.

1 HALLER, *loc. cit.*, p. 49 et fig. 85.

2 Espèces étudiées : *S. costata* (var. *lævigata*) d'Orb. (Méditerranée); *S. lytteltonensis* Smith (Nouvelle-Zélande).

3 VAYSSIÈRE, *Étude zoologique de la* Scissurella costata *var.* lævigata (JOURN. DE CONCHYL., 1894, pl. II, fig. 4, *c*).

4 BOUTAN, *Recherches sur l'anatomie et le développement de la Fissurelle* (ARCH. ZOOL. EXPÉR., sér. 2, t. III^{bis}, pl. XLIV, fig. 1).

5 FISCHER, *Manuel de conchyliologie*, fig. 591.

Digitized by Google

2. **Système nerveux.** — Dans les deux espèces, les cordons pédieux sont *dans* la masse musculaire du pied (fig. 112, 113, 114 et 115) et s'étendent jusqu'à la partie postérieure. A leur extrémité tout à fait antérieure se trouvent des ganglions pleuraux bien distincts (fig. 113, XII; 116, VI). La commissure viscérale naît de ces derniers (fig. 113, XII); elle est croisée (fig. 116, II) et porte un ganglion supra-intestinal presque accolé au ganglion « branchial » ou osphradial gauche (fig. 112, IV), comme dans *Trochus*. Tout ce système nerveux ressemble donc beaucoup plus à celui de *Trochus* qu'aux parties correspondantes connues de *Pleurotomaria*, telles que les ont décrites Bouvier et Fischer [1].

Les yeux sont fermés, c'est-à-dire pourvus d'une cornée (fig. 108, IV). Il y a deux osphradies : une à la base de chaque branchie (fig. 112, IV; 114, X; 116, XII). Les otocystes sont accolés et placés sur la commissure pédieuse (fig. 111, V).

3. **Tube digestif.** — La bouche est pourvue de deux petites mandibules latérales (fig. 110, III). L'œsophage présente deux grandes poches glandulaires (fig. 109, II). L'estomac possède un cæcum pylorique. Les glandes salivaires sont petites, tubulaires et débouchent en avant de la commissure cérébrale. Dans l'ensemble, l'appareil digestif est constitué comme chez *Trochus;* je n'y ai pas vu de glande anale.

4. **Branchies.** — Il y a deux branchies asymétriques. Celle de gauche est disposée presque transversalement au-dessus de la nuque (fig. 108-110); celle de droite au côté droit de la fente palléale (fig. 106, IV). La branchie gauche est encore bipectinée; elle n'a qu'un petit nombre de filaments : huit paires chez *S. lyttelionensis;* la droite est monopectinée.

5. **Reins.** — *Scissurella* possède deux reins asymétriques. Le rein gauche est situé au plafond de la cavité palléale, le long du rectum (fig. 111, I; 116, III). Le rein droit, assez réduit dans sa partie antérieure, s'étend partiellement sous le rectum, comme chez *Trochus* (fig. 113, XV),

[1] Bouvier et Fischer, *Étude monographique des Pleurotomaires actuels* (Arch. Zool. Expér., sér. 3, t. VI, pl. XI, fig. 8 et 9).

Digitized by Google

et pénètre dans la masse viscérale, au côté droit du corps, sur et entre les circonvolutions de l'intestin.

6. **Organes génitaux**. — Les sexes sont séparés. La glande génitale est unique et occupe le sommet de la masse viscérale (fig. 106, VI). Elle n'a pas d'orifice extérieur; son conduit (fig. 115, XIII) arrive au rein droit.

II° Fissurellidæ [1].

Quatre genres ont été étudiés : *Emarginula, Cemoria* (= *Puncturella*), *Fissurella* et *Scutum*. Il existe entre eux une grande ressemblance d'organisation, ce qui me dispense de parler de chacun séparément. Je prendrai *Emarginula* comme type principal, dans la description suivante :

1. **Système nerveux**. — *Emarginula* et *Cemoria* ont un système nerveux de *Fissurella* qui, dans ses dispositions générales, est bien connu. On peut donc se borner à noter les points suivants :

Les cordons pédieux ne sont plus *dans* la masse musculaire du pied, mais entièrement au dos de celle-ci (fig. 128 et 129, IX); ils sont manifestement concentrés en avant et ne s'étendent plus jusqu'à la partie postérieure du pied.

Les anastomoses palléales (dialyneuries) n'ont été signalées dans cette famille que chez *Scutum* [2]; elles existent aussi chez les autres types, comme on pouvait le prévoir (exemple : *Emarginula*, fig. 119, VIII); elles sont grosses et assez courtes, entre le ganglion « branchial » (osphradial) et le tronc principal du nerf palléal divisé dans le muscle columellaire.

Du ganglion « branchial », comme chez *Scutum* (Bouvier), naît un petit nerf palléal antérieur (fig. 119, VII). Du ganglion abdominal sort, antérieurement, un nerf réno-anal non encore décrit dans les Fissurellidæ. Il se dirige en avant, dans le sinus sous-rectal ou basibranchial (fig. 120, VIII), donnant plusieurs rameaux, vers l'orifice du rein droit, pour innerver ce

[1] Espèces étudiées : *Emarginula Huzardi* (Méditerranée); *Puncturella noachina* (Mer Blanche et voyage du *Vettor Pisani*); *Fissurella reticulata* (Atlantique); *Scutum australe* (Pacifique).

[2] Bouvier, *loc. cit.*, p. 27.

Digitized by Google

dernier organe (fig. 125, xi). Puis, plus en avant encore, il se bifurque (fig. 119, x) et ses deux branches se rendent dans le manteau, où elles se continuent *dans les branchies* (fig. 118, x), le long du bord afférent de leur axe (fig. 117, viii) : fait qui n'avait pas encore été signalé, le nerf du bord afférent de la branchie ayant été considéré comme « faisant suite à celui du bord efférent [1] ».

De sorte que le manteau reçoit des nerfs de trois centres :

1° Des centres pleuraux (nerf palléaux principaux);

2° Des centres supra- et infra- intestinaux (par l'intermédiaire des ganglions branchiaux) : le nerf du côté efférent des axes branchiaux et les nerfs palléaux antérieurs ci-dessus;

3° Du centre abdominal : les nerfs branchiaux afférents.

L'innervation des sinus branchiaux afférents se fait donc par des branches du nerf réno-anal, qui sortent de celui-ci *entre la branche rénale et l'anus.* On peut voir, dans ce fait, une preuve que les branchies sont, morphologiquement, immédiatement voisines de l'anus, plus que les ouvertures rénales, et que celles-ci sont (originairement) en arrière, ainsi que leurs nerfs, dans les Gastropodes ou Mollusques tordus (fig. 206, ii).

Les *yeux* sont fermés, c'est-à-dire à cornée, dans *Cemoria* comme dans *Emarginula, Fissurella* et *Scutum;* ce qui confirme que tous les Fissurellidæ ont les yeux fermés [2].

2. Tube digestif. — *Emarginula* possède un stylet cristallin, analogue à celui des Lamellibranches. Il se trouve dans un cæcum stomacal cilié, situé au côté gauche et dirigé en avant et dorsalement (fig. 123, vi, vii). Les orifices hépatiques sont multiples (fig. 131), comme dans *Fissurella* [3].

Il y existe une glande anale (fig. 120, i), débouchant à l'orifice anal

1 Bernard, *loc. cit.*, p. 166. — Lacaze-Duthiers, qui a décrit le nerf réno-anal de l'*Haliotis*, indique seulement un filet « arrivant assez près de la branchie » (*Mémoire sur le système nerveux de l'Haliotide* [Ann. d. sc. nat. Zool., sér. 4, t. XII, p. 289)].

2 Pelseneer, *Sur l'œil de quelques Mollusques Gastropodes* (Ann. (Mém.) Soc. belge de Microscopie, t. XVI (1891), p. 65).

3 Fischer, *Recherches sur la Morphologie du foie des Gastropodes* (Bull. scientif. France et Belgique, t. XXIV, p. 282).

Digitized by Google

même, au côté dorsal. Elle est située dans l'épaisseur de la musculature du rectum, au côté droit et ventralement; son origine ou cul-de-sac se trouve en arrière du ventricule cardiaque qu'elle traverse avec le rectum. Cette glande est simple et tubulaire; son épithélium est aplati et renflé seulement au niveau des noyaux. Le même organe se retrouve chez *Cemoria* (fig. 128, II), où il a déjà été reconnu par Haller [1], et également dans *Fissurella* [2].

3. **Reins**. — Un cœlome proprement dit (en dehors du péricarde) n'existe dans aucun des Fissurellides que j'ai étudiés. Ce que Haller y a pris pour cœlome est une partie du rein droit (*Cemoria*) : je trouve, en effet, à la place même où il figure un cœlome [3], une partie du rein droit, à épithélium moins élevé et entourant les viscères digestifs (fig. 132, v; fig. 133, VII).

Il y a deux reins dans toutes les Fissurelles, dans *Scutum*, dans *Emarginula* (fig. 121, I, v) et dans *Cemoria* (fig. 130).

Partout ces organes sont profondément asymétriques, même dans *Cemoria*. Chez ce dernier, d'après HALLER [4], ils seraient symétriques et pourvus chacun d'un orifice péricardique. Or, j'ai étudié la même espèce que Haller, ayant la même provenance (voyage du « Vettor Pisani », matériel qui m'a été donné par von Erlanger); en outre, j'ai examiné des *Cemoria noachina* de la mer Blanche, et dans tous j'ai eu les mêmes résultats que voici, concordant absolument avec ce que je trouve chez *Emarginula* et les autres Fissurellides :

Le rein *gauche* est très petit (*Emarginula*, fig. 125, v; *Cemoria*, fig. 130, XIII); l'épithélium en est peu élevé; il ne possède pas d'orifice péricardique.

Quant au rein *droit*, il est très vaste. Il s'étend aux deux côtés du corps (comme les « 2 » ensemble de Haller); mais c'est une cavité *unique*, dont

[1] HALLER, *Studien über Docoglosse und Rhipidoglosse Prosobranchier*, fig. 132, *adr.*

[2] HALLER (*Untersuchungen über marine Rhipidoglossen*, I [MORPH. JAHRB., Bd IX, pl. VI, fig. 20, *f*]) l'a vue en coupe, mais l'a prise pour le conduit génital.

[3] HALLER, *Studien über Docoglosse und Rhipidoglosse Prosobranchier*, fig. 138 et 139.

[4] HALLER, *loc. cit.*, fig. 139-141.

Digitized by Google

aucune partie ne communique avec le petit rein gauche. Sa structure est analogue à celle du rein de *Fissurella* déjà connue [1].

Le rein droit est seul pourvu d'un orifice réno-péricardique, dans tous les genres, contrairement à l'affirmation de von Erlanger, d'après lequel chacun des trois genres (*Fissurella*, *Emarginula*, *Cemoria*) en serait privé [2]. Cet orifice ne correspond toutefois pas à celui que Haller a indiqué pour *Cemoria*.

Le conduit péricardique ne naît pas à la place habituelle (au niveau transversal des communications ventriculo-auriculaires du cœur) dans le péricarde. Son point de départ est plus *en arrière*, au côté droit, sur le plancher péricardique (fig. 123, I). De là, la cause probable pour laquelle cet organe a échappé, dans les trois genres, à von Erlanger.

Le canal réno-péricardique a des relations étroites avec le conduit génital. La disposition est la même dans les autres genres que chez *Emarginula* ci-après :

Le conduit génital unique naît du côté droit supérieur de la glande (fig. 124, X); il en est de même chez *Cemoria* [3]. La glande *unique* fait le tour du corps (fig. 127, VII) et son conduit longe latéralement la musculature de la paroi du corps (fig. 122, II). Si on le suit, on voit qu'il arrive dans le rein droit, où il se continue assez longuement sur le plancher de la « chambre urinaire » (fig. 121, XII), pour déboucher finalement non loin de l'orifice extérieur de celui-ci (fig. 120, XI); la même disposition s'observe chez *Cemoria* (fig. 129, XV; 130, IV) et *Fissurella* [4]. von Erlanger a figuré ce débouché « du conduit génital » chez *Emarginula* [5].

Mais peu après son origine, on voit ce conduit présenter un large orifice cilié, menant dans le péricarde (fig. 123, I). De sorte qu'il semble que le rein communique avec le péricarde par le conduit génital. Évidemment, les

1 PERRIER, *loc. cit.*, p. 84.

2 VON ERLANGER, *loc. cit.*, pp. 599, 600 et 604. — BOUTAN, *loc. cit.*, n'a pas vu non plus l'orifice péricardique du rein droit de *Fissurella*.

3 Contrairement à ce que dit HALLER (*loc. cit.*), qui décrit *deux* ovaires symétriques, et deux orifices de ces glandes dans les deux reins.

4 BOUTAN, *loc. cit.*, p. 61.

5 VON ERLANGER, *loc. cit.*, pl. XXXVIII, fig. 17.

Digitized by Google

relations morphologiques sont inverses, c'est-à-dire que la glande génitale communique avec le rein *par l'intermédiaire du canal réno-péricardique* [schéma *g*, fig. 126] (la glande génitale étant une portion du cœlome originel, dont le péricarde est le reste). Toutefois, le canal réno-péricardique est physiologiquement modifié sur son parcours terminal, par suite de son rôle accessoire de conduit génital.

J'ai signalé autrefois une disposition semblable chez les Protobranches (Nuculidæ et Solenomydæ) ou Lamellibranches les plus archaïques. On verra, ci-après, qu'elle se rencontre également dans les Trochides (fig. 171, v, vi).

Il s'ensuit donc que, chez beaucoup de Mollusques primitifs, la glande génitale s'ouvre dans le canal réno-péricardique, et que ce n'est que dans des formes plus spécialisées qu'elle débouche dans le rein même, puis, hors de celui-ci, plus ou moins près de son orifice extérieur (fig. 126, *j*, *k*). Le conduit génital, qui est un « nephrogonaduct », pour employer la terminologie de Ray-Lankester [1], se forme conséquemment en assez grande partie aux dépens du canal réno-péricardique.

III° Trochidæ.

Trochus. — Ce genre intéressant méritait une monographie qui n'a pas encore été faite [2]. Mais, pour ne pas allonger le présent travail, je me suis borné aux points qui se rattachent plus directement à son objectif [3].

1. Téguments et conformation extérieure. — Un fait qui frappe, dans un grand nombre de formes, est l'asymétrie de la tête, consistant en deux points.

[1] Ray Lankester, *Mollusca*, in Encyclopædia Britannica, 9th edit., vol. XVI, p. 682.

[2] A moins d'excepter le travail suivant : Duchartre, *Observations sur le Trochus Lessonii* Blainv. (*Monodonta Lessonii* Payr.) *et son anatomie*. Toulouse, 1840, in-8°, 22 pages et 2 planches. — Mais cet ouvrage paraît avoir été toujours ignoré et avoir disparu ; je n'ai pu me le procurer nulle part, même par les soins de son auteur.

[3] Les espèces étudiées sont : *Trochus cinerarius* (Manche), *T. magus* (Méditerranée), *T. zizyphinus* (Manche), *Monodonta turbinata* (Méditerranée), *Monodonta sp.* (Nouvelle-Zélande). — *Margarita groenlandica*, *M. cinerea* (Océan arctique). — Également *Stomatella sp.* (Pacifique) et *Phasianella pulla* (Méditerranée) : ces deux derniers appartenant à des familles distinctes.

Digitized by Google

Premier caractère d'asymétrie : Les lobes épipodiaux antérieurs (ou cervicaux) sont asymétriques dans *T. cinerarius, T. umbilicatus, Monodonta turbinata, M. sp.;* le bord libre du lobe gauche est pectiné, celui du lobe droit est entier (fig. 143, x, ix). La même chose a été constatée, sans remarque spéciale, par Deshayes [1], pour *T. divaricatus.*

Les digitations ou pectinations du lobe cervical gauche sont des papilles sensorielles, analogues à celles du bord du pied et des tentacules. La différence de structure des deux lobes s'explique par l'observation de l'animal vivant en marche (fig. 135). Les deux lobes se recourbent, de façon à former à droite et à gauche de la tête des gouttières ou demi- « siphons » menant dans la cavité palléale, entre le bord de la coquille et la masse pédieuse; la gouttière de gauche (côté branchial) constitue l'analogue physiologique du siphon des Pectinibranches spécialisées : c'est un siphon d'entrée (cas d'homoplasie); la gouttière de droite (côté anal) est le siphon de sortie.

Les bords du siphon d'entrée ont évidemment besoin d'une sensibilité plus grande (comme pour le siphon d'entrée ou branchial des Lamellibranches).

Il est probable que dans d'autres formes encore, il existe la même disposition; cependant, il n'y a pas d'asymétrie sensible chez *T. magus* et *T. zizyphinus,* non plus que dans le genre voisin *Margarita.* Dans *Phasianella pulla* (Méditerranée), le lobe gauche est plus large que le droit.

Sous chaque lobe cervical se trouve un petit appendice : claviforme chez *T. cinerarius* (fig. 143) et *Monodonta;* cespité chez *T. magus.* Dans *Margarita,* il y en a deux, simples tubercules, disposés en rangée longitudinale. Or, j'ai observé une fois :

Deux appendices *à gauche* chez *T. magus;*
Deux appendices *à gauche* chez *T. cinerarius* (fig. 143);
Trois appendices *à gauche* chez *Margarita cinerea.*

Second caractère d'asymétrie : Sous et derrière le pédoncule oculaire droit se trouve un appendice pointu, plus ou moins court (fig. 135, v,

[1] Deshayes, *Description de quelques animaux de la famille des Trochidés,* pl. II, fig. 4, p. 7 (Annales de Malacologie, avril 1870). — Et par Clark, chez *T. Montagui, T. lineatus, T. tumidus* (*British Marine Testaceous Mollusca,* pp. 308, 309 et 313).

Digitized by Google

et 143, x), chez *T. cinerarius* et *Monodonta;* chez *T. magus,* à la même place, il n'y a qu'une petite saillie.

Cet appendice est sûrement le *pénis* décrit par Clark [1] chez *T. tumidus* « sous le tentacule droit ». Car, dans aucun Trochide, je n'ai trouvé de pénis, et l'appendice en question n'en est pas un : il existe dans les *deux* sexes; il n'est ni creux ni parcouru par une gouttière ciliée (fig. 151, VIII).

Le même organe, ayant donné lieu à la même méprise, se rencontre chez divers Calyptræidæ; c'est-à-dire qu'un appendice, situé en arrière du tentacule *droit,* y a été pris pour un pénis par Bouvier [2], von Jhering [3] et Vayssière [4]. D'autre part, cet appendice a été décrit, à tort, comme se trouvant à droite *et à gauche,* par Fischer [5].

Or, ce petit organe *impair* (n'existant qu'à droite) n'est pas un pénis; il existe aussi dans les deux sexes; il ne présente pas de conduit; enfin il coexiste avec l'asymétrie des lobes épipodiaux. Il en est ainsi chez *Calyptræa sinensis,* mâle et femelle, tant de la Méditerranée que de l'Atlantique (fig. 144 à 146), dans *Crepidula tomentosa* et *C. costata* [6], et même dans un individu femelle de *Capulus ungaricus* de la Méditerranée (fig. 147).

Sous les tentacules épipodiaux et à leur base, il y a aussi des appendices, cespités dans *T. magus* (comme chez *Scissurella*), ramifiés aussi dans *Monodonta sp.* de la Nouvelle-Zélande, claviformes chez *T. cinerarius, Monodonta turbinata, M. articulata* [7] et les diverses espèces de *Marga-*

[1] Clark, *loc. cit.*, p. 313. — Et par Dall, chez *Glyphis* (Fissurellide), *Bull. Mus. Compar. Zool.*, t. XVIII, 1889, p. 408.

[2] Bouvier, *Comptes rendus Ac. sc. Paris,* 12 juillet 1886, p. 164 : Calyptrée, pénis dépendant de la tête. — Système nerveux. Morphologie générale et classification des Gastéropodes Prosobranches, *loc. cit.*, p. 232 : *Infundibulum*, pénis en arrière du tentacule droit; p. 416 : pénis, formation céphalique très probablement chez les Calyptræidæ.

[3] von Jhering, *Sur les relations naturelles des Cochlides et des Ichnopodes* (Bull. sc. France et Belgique, t. XXIII, p. 166).

[4] Vayssière, *Observations zoologiques sur le Crepidula Moulinsii* (Journ. de Conchyl., 1893, pl. V, fig. 2, p. 14).

[5] Fischer, *Recherches morphologiques sur le foie des Gastropodes*, loc. cit., p. 29, pl. XI, fig. 27.

[6] Quoy et Gaimard, *Zoologie du voyage de l'Astrolabe,* Mollusques, pl. LXXII, fig. 3 et 12, et t. III, p. 418.

[7] Deshayes, *loc. cit.*, p. 9.

Digitized by Google

rita : chez ces dernières ils ont la même forme et la même structure que ceux qui se trouvent dans le lobe épipodial; ils sont très pigmentés et ont été pris pour des yeux.

Glandes pédieuses. — *T. zizyphinus* possède une grande glande pédieuse antérieure (labiale ou du sillon) en partie invaginée, comme *Scissurella.* La partie postérieure dorsale du pied de la plupart des espèces présente un plissement superficiel, à épithélium légèrement modifié (fig. 162, XXVI), analogue à l'appareil décrit par Wegmann chez *Haliotis* [1].

2. Système nerveux. — 1° Partie stomato-gastrique. — La commissure labiale est beaucoup plus ténue que dans les Amphineures et les Docoglosses (fig. 162, II), ce qui explique qu'elle a échappé avec persistance à B. Haller. La commissure stomato-gastrique naît de la labiale, comme chez les Patelles et les Chitons; les ganglions stomato-gastriques se trouvent dans l'angle du bulbe buccal et de l'œsophage (fig. 148, XX, et 162, V), et nullement au point où débouchent les glandes salivaires, où ils seraient placés chez *tous* les Gastropodes, d'après de Lacaze-Duthiers [2] : cette règle n'est applicable à aucun Docoglosse ni à aucun Rhipidoglosse.

2° Ganglions pédieux. — Ils se trouvent *dans* la masse musculaire du pied (comme chez les Chitonides et les Docoglosses), tant chez *Stomatella* (fig. 134, XI) que chez *Trochus,* et non sur cette masse, où ils sont placés dans les Fissurellides.

Ces cordons ont des commissures multiples, beaucoup plus minces que l'antérieure, bien entendu (fig. 162, XXV; fig. 141, XI); chez *T. zizyphinus* elles sont moins nombreuses que chez *T. cinerarius.*

La composition de ces cordons a donné lieu à de longs débats relatifs à l'épipodium. Je maintiens intégralement mon opinion ancienne, que l'épipodium est pédieux et que ces cordons sont entièrement pédieux. J'en

[1] Wegmann, *Contributions à l'histoire naturelle des Haliotides* (Arch. Zool. Expér., sér. 2, t. V, pl. XVII, fig. 13, 14).

[2] de Lacaze-Duthiers, *Histoire de la Testacelle* (Arch. de Zool. Expér., sér. 2, t. V, p. 571).

Digitized by Google

trouve ici une nouvelle preuve : les nerfs des lobes épipodiaux antérieurs (ou « cervicaux » : fig. 135, vii) proviennent exclusivement de la partie antérieure des cordons (au point où ceux-ci sont accolés aux centres pleuraux : fig. 148, iv), sans recevoir aucune fibre de ces derniers centres. Les nerfs de ces lobes ont une origine double (fig. 137, iii; 140, xi) : une partie de leurs fibres provient de la portion dorsale des cordons [1], l'autre de leur portion ventrale (celle-ci sous le « sillon » longitudinal externe de ces cordons). Tous les nerfs des tentacules épipodiaux ont la même origine double (*T. cinerarius, T. zizyphinus*) : à la fois au-dessus et *au-dessous* du sillon. On ne peut donc plus dire, comme Bouvier [2], que les nerfs épipodiaux naissent du cordon « au-dessus du sillon ».

La conclusion qui s'impose est que les cordons sont *homogènes* [3]; or, comme ils innervent le pied et n'envoient aucun nerf au manteau, ils sont exclusivement pédieux; et l'épipodium qu'ils innervent est donc pédieux aussi.

3° Commissure viscérale. — Sa branche supra-intestinale naît devant le nerf palléal droit; elle passe dans le pli de l'œsophage glandulaire (fig. 148, vii) (comme dans *Littorina*, où l'œsophage présente aussi une dilatation glandulaire). Il y a un ganglion supra-intestinal (xiii) au point où se détache le nerf branchial; celui-ci, aussitôt dans le manteau, porte un ganglion « branchial » ou osphradial (xiv). Ce dernier ne peut donc être homologué au ganglion supra-intestinal, comme le veut Bouvier [4], puisque ici

[1] Qui se continue directement par le connectif *cérébro-pédieux* : il est important de noter que le « sillon » longitudinal des cordons se termine, en avant, non pas entre les deux « cornes », mais entre le connectif pédieux et le gros nerf pédieux antérieur.

[2] Bouvier, *loc. cit.*, p. 45.

[3] Il en est de même pour les cordons des formes voisines : *Scissurella* et sûrement aussi *Pleurotomaria*. — Il m'est impossible d'admettre que chez ce dernier ces cordons soient l'équivalent des cordons *palléaux*, plus les cordons pédieux des Chitons, comme le veulent Bouvier et Fischer (*Comptes rendus Acad. sc. Paris*, 29 mars 1897). L'absence de ganglion pleural à la partie antérieure des cordons n'y prouve pas que ce centre y soit fusionné avec les centres pédieux, d'autant plus que la commissure viscérale (qui sort toujours des centres pleuraux) ne naît pas de la partie antérieure des cordons, et qu'elle reçoit au moins une portion de ses fibres du ganglion *cérébral* (Bouvier et Fischer, *Étude monographique des Pleurotomaires actuels*, loc. cit., fig. 9, *h*.

[4] Bouvier, *Système nerveux, Morphologie générale et Classification des Gastéropodes Prosobranches*, loc. cit., p. 354.

Digitized by Google

ganglions supra-intestinal et osphradial coexistent, comme chez *Patella*, *Scissurella*, etc.

Après le ganglion supra-intestinal, la commissure viscérale continue sous l'angle gauche de la cavité palléale (fig. 150, VII); elle passe au-dessus de l'œsophage et de l'intestin (rectum excepté). Au point le plus postérieur de la commissure viscérale se trouve le ganglion abdominal (fig. 148, x), allongé, placé, comme chez les Lamellibranches, sous l'épithélium de la cavité palléale (fig. 154, x'; 162, XVIII).

La branche infra-intestinale naît par un tronc commun avec le nerf palléal gauche (*Trochus cinerarius, T. zizyphinus*). Elle passe sous l'œsophage et la radule (fig. 141, XIII), puis continue dans le muscle columellaire (fig. 150, VII) jusqu'au ganglion abdominal, sans présenter de centre infra-intestinal sur son parcours.

L'anastomose palléale gauche (dialyneurie) est très courte (fig. 148, XV), par suite de la proximité du nerf palléal (à son entrée dans le manteau) et du ganglion osphradial (fig. 141). Les deux branches antérieures des nerfs palléaux s'anastomosent en formant un nerf circumpalléal (fig. 162, VII).

3. **Organes sensoriels.** — Dans la cavité buccale de *Trochus* existent les mêmes boutons gustatifs que ceux signalés autrefois par Haller chez *Fissurella* [1].

Il n'y a pas d'organe subradulaire. Les nerfs « subradulaires » décrits par Haller sont de minces faisceaux *musculaires* passant à l'intérieur des ganglions pleuraux et allant sous la masse buccale jusqu'au milieu de sa partie antérieure (fig. 139, VIII; 140, VII).

L'osphradium est circulaire au-dessus du ganglion osphradial (fig. 149); il n'est pas, contrairement à ce que suppose Thiele [2], un organe allongé, comme chez les Tænioglosses.

4. **Tube digestif.** — *Glandes salivaires.* — Elles sont claviformes, sans ramifications chez *T. cinerarius* (fig. 148, I), ramifiées dans *T. zizyphinus*,

[1] HALLER, *Untersuchungen über marine Rhipidoglossen* (MORPH. JAHRB., Bd IX, pl. VII, fig. 28).

[2] THIELE, *Zur Phylogenie der Gastropoden*, loc. cit., p. 235.

Digitized by Google

toujours courtes, comme celles des Chitons, et n'arrivant pas en arrière jusqu'aux ganglions stomato-gastriques. Elles ont leurs orifices en avant de la commissure cérébrale, vers la ligne médiane. Dans la cavité buccale, sur les deux côtés de la masse radulaire, il y a une région glandulaire, comme sous l'organe subradulaire des Chitons.

La partie antérieure de l'œsophage est renflée et glandulaire (fig. 148, VIII); l'intérieur est revêtu de papilles (fig. 139, XV). Ce renflement est divisé en deux par un raphé dorsal (fig. 148, XVI; 139, XV; 140, XVI), donnant ainsi naissance à deux poches œsophagiennes incomplètement séparées, correspondant aux deux poches distinctes des Chitons. Toute cette portion du tube digestif est tordue (dans le sens de la torsion des Gastropodes, c'est-à-dire dans celui du mouvement des aiguilles d'une montre, si l'animal est regardé par la bouche) : cette torsion amène ventralement les parties qui sont dorsales plus en avant, et dorsalement l'extrémité postérieure de la radule (fig. 148, XII); on remarquera que la radule a son cæcum bifide dans *Trochus cinerarius,* mais non dans *T. zizyphinus.*

L'œsophage s'ouvre dans la partie postérieure de l'estomac, ainsi que le foie (par deux orifices); c'est là aussi que se trouve un cæcum stomacal, court dans *T. cinerarius* et *Monodonta,* spiralé dans *T. zizyphinus,* et surtout dans les *Delphinula;* ce cæcum ne renferme pas de stylet.

L'intestin naît de la partie antérieure de l'estomac; ses circonvolutions sont relativement peu nombreuses : chez *T. cinerarius,* il est replié cinq fois sur lui-même. Les portions les plus éloignées de l'estomac présentent un typhlosolis sillonné (fig. 152, III), dont les fèces, qui s'y moulent, reproduisent exactement la forme. Dans la partie tout à fait terminale du rectum, il y a au côté opposé à ce typhlosolis, un sillon glandulaire dorsal, dont les cellules rappellent par leur aspect celles des glandes salivaires d'*Actæon.* Par sa position dorsale et son voisinage de l'anus, ce sillon glandulaire se révèle comme l'homologue de la glande anale des Fissurellides, qui ne s'est pas encore, ici, séparée du rectum par invagination profonde.

Le foie renferme deux sortes de cellules : celles qui occupent la partie la plus profonde des acini sont plus colorables et renferment des concrétions analogues à celles des cellules du rein droit; néanmoins elles ne paraissent

Digitized by Google

pas excrétrices; car, au lendemain d'une injection d'indigo-carmin, aucune partie du foie n'absorbe de cette substance, au contraire de ce qui arrive chez des Opisthobranches [1].

5. **Circulation**. — Le cœur, traversé par le rectum (fig. 170 et 171), possède deux oreillettes. Celle de droite, très allongée (fig. 170, v) et étroite, reçoit du sang du rein droit par son extrémité antérieure (fig. 170, v, iv). L'oreillette gauche reçoit du sang du rein gauche et de la branchie par son bord latéral gauche (fig. 170, i, ix, x); elle s'ouvre, dans le ventricule, proportionnellement plus en avant que l'oreillette droite (fig. 170, ii).

Les sinus rénaux palléaux qui s'ouvrent dans les oreillettes (fig. 166, ix; 161, viii) s'unissent en avant du péricarde (fig. 160, iv; 157, v). Plus antérieurement, ce sinus commun est de nouveau divisé par le rein droit (fig. 155, xiv) : sa branche gauche s'unit au sinus efférent de la partie « abdominale » du rein droit (fig. 155, x; 154, xi), pour constituer la veine palléale transverse (fig. 162, x) (équivalente au sinus basibranchial des Fissurellides); cette dernière se continue par le vaisseau branchial afférent (fig. 150, i).

6. **Reins et organes génitaux.** — 1° Rein droit. — A. *Extension.* — Elle est beaucoup plus grande que ne l'indique Haller [2]. Cet organe possède une partie glandulaire postérieure, très subdivisée, et une chambre urinaire, sorte d'uretère, antérieure.

De la partie glandulaire, une portion transversale dorsale, assez bien développée, s'étend tout entière entre le péricarde, le foie et l'estomac (fig. 172, xi), le long du rectum, au côté droit conséquemment. L'autre portion, « abdominale », pénètre en dessous sur le muscle columellaire, entre les viscères digestifs et jusqu'en avant, sur le côté droit de l'intestin, sous l'œsophage (fig. 158, vi; 160, i; 161, ix; 165, vii; 166, i; 167, xi; 169, vii).

[1] Le foie des Chitons, Patelles et Pholades se comporte, à ce point de vue, comme celui de *Trochus*.

[2] Haller, *Studien über Docoglosse und Rhipidoglosse Prosobranchier*, fig. 113, couleur brune.

Digitized by Google

B. *Communications.* — L'orifice externe est à droite du rectum, vers le même niveau que celui du rein gauche (fig. 171). Ce rein droit ne communique pas avec le rein gauche. On sait que pour Haller les Trochides et Haliotides ne posséderaient qu'un rein : l'orifice du rein droit serait l'ouverture génitale et la partie glandulaire communiquerait avec le rein gauche (sac papillaire) et avec lui seulement. J'ai vainement cherché cette communication des deux reins, et je puis affirmer formellement qu'elle n'existe pas, que les deux organes sont entièrement distincts.

D'autre part, ce rein droit est réputé sans orifice péricardique [1]. Or il communique avec le péricarde en même temps qu'avec la glande génitale. Ces deux espaces y débouchent ensemble (fig. 171, IV, V, VI), disposition qui rappelle ce qui a été décrit plus haut pour les Fissurellides (où la glande génitale s'ouvre dans le conduit réno-péricardique).

Le canal réno-péricardique droit est postéro-antérieur, à peu près parallèle à l'axe du corps; il naît de la partie antérieure droite du péricarde (fig. 160, II, branche vers la gauche; 159, X, *idem*); il s'ouvre dans la chambre urinaire, dorsalement et assez en avant (fig. 165, II).

C. *Structure.* — La partie glandulaire ne s'étend qu'en arrière de l'extrémité antérieure de l'oreillette droite. Elle est constituée par une infinité d'acini se réunissant en branches principales, lesquelles arrivent dans la chambre urinaire (fig. 161, IX; 162, XIII; 165, VII; 168, IX; 169, VII). Ces acini, à lumière étroite (fig. 156, VII), sont formées de cellules renfermant des concrétions solides; ces dernières sont contenues dans des vacuoles d'excrétion (fig. 163, I).

Ce rein seul est excréteur; seul il absorbe dans ses cellules épithéliales le carmin d'indigo, comme le fait le rein unique des Pectinibranches et des Euthyneures.

2° Rein gauche. — Ce rein n'est pas fonctionnellement excréteur. Entièrement contenu dans le manteau, à gauche du rectum (fig. 171, XIII;

[1] Perrier, *Recherches sur l'anatomie et l'histologie du rein des Gastéropodes Prosobranches*, loc. cit., p. 269. — von Erlanger, *On the paired nephridia of Prosobranchs*, loc. cit., p. 604.

Digitized by Google

voir aussi les fig. 154 à 161 et 166 à 169), il a une surface intérieure papillaire (fig. 164, IV). Ces papilles du rein gauche ont une cavité sanguine axiale; dans cet axe vasculaire viennent se localiser les substances colorées insolubles, injectées en poudre dans le sang (fig. 164, I).

Ce rein possède un conduit péricardique (fig. 171, XI) qui naît du péricarde, bien en avant du plan transversal de la communication ventriculo-auriculaire (fig. 168, VI).

3° GLANDE GÉNITALE. — Pour Haller, comme il a été dit plus haut, la glande génitale s'ouvre au dehors, indépendamment [1]. De son côté, von Jhering indique aussi que la glande génitale a un orifice propre dans la cavité palléale [2]. Von Erlanger suppose que les produits génitaux passent, *par déhiscence* de la glande, au travers de la paroi du rein [3].

L'observation m'a montré clairement que la glande génitale vient s'ouvrir à l'extrémité rénale du conduit réno-péricardique droit et qu'elle débouche par conséquent, avec ce dernier canal, par un orifice unique, en forme de papille saillante, dans la cavité du rein (fig. 156, IX; fig. 162, XII). Le conduit génital longe le côté droit de la masse viscérale (fig. 157, I), puis s'unit au prolongement antérieur dextre du péricarde (fig. 158, II, III), pour se terminer ensemble au côté droit de la chambre urinaire (fig. 156, IX).

IV. — NAUTILUS [4].

1. Système nerveux. — 1° PARTIE STOMATO-GASTRIQUE. — La commissure « buccale » ou stomato-gastrique récurrente a été vue par von Jhering [5] et par Kerr [6]. Elle naît d'un ganglion « pharyngien » (fig. 182, VII), situé au côté du bulbe buccal, ventralement, vers le bord postérieur de la

1 HALLER, *Studien*, etc., loc. cit., p. 122.

2 VON JHERING, *Sur les relations naturelles des Cochlides et des Ichnopodes*, loc. cit., p. 117.

3 VON ERLANGER, *loc. cit.*, p. 605.

4 Espèce étudiée : *N. macromphalus* (Nouvelle-Calédonie).

5 VON JHERING, *Vergleichende Anatomie des Nervensystemes und Phylogenie der Mollusken*, 1877, p. 262, fig. 14.

6 KERR, *On some points in the anatomy of* Nautilus Pompilius (PROC. ZOOL. SOC. LONDON, 1895, pp. 674, 675).

Digitized by Google

mandibule ventrale. Ce ganglion est relié au cérébral par deux connectifs voisins et parallèles (fig. 182, VIII), dont l'un — l'extérieur — échappa à von Jhering.

De ce ganglion pharyngien part, en avant, un gros nerf dont l'origine seulement a été vue par von Jhering, lequel croyait qu'il se divisait simplement en rameaux [1]. Kerr seul l'a complètement suivi chez *Nautilus pompilius;* il a vu qu'il se continue en avant, s'unissant à son symétrique de l'autre côté et formant avec lui une commissure « pharyngienne antérieure » (fig. 182, IX). Cette disposition doit être la même dans tous les Tétrabranches : j'ai constaté chez *N. macromphalus* cette longue commissure stomodæale, contournant le bulbe buccal, sous ses muscles superficiels, presque le long du bord de la mandibule ventrale (fig. 182, XI) et passant, en avant, tout juste sous la « langue » ou organe subradulaire; cette commissure ne forme pas de ganglion sous la « langue » et n'y innerve pas d'organe sensoriel spécial.

Pour ce qui est de la valeur morphologique de cette anse nerveuse, Kerr l'a simplement considérée comme une seconde commissure antérieure des ganglions pharyngiens. En réalité, elle est plus importante; elle correspond à la commissure labiale des autres Mollusques : Amphineures (fig. 25, IV), Aspidobranches (fig. 92, XXVI), Scaphopodes (fig. 188, XII). Le ganglion « pharyngien » est l'homologue du « premier ganglion sympathique » du Dentale, auquel on n'a pas jusqu'ici songé à le comparer. De part et d'autre, la commissure stomato-gastrique, récurrente, naît de ce point de la commissure labiale, et cette dernière, chez les Chitons, le Dentale et les Nautiles, passe sous l'organe subradulaire.

Cette commissure labiale existe-t-elle dans tous les Céphalopodes, ou bien est-elle spéciale à *Nautilus,* le seul chez lequel elle ait été reconnue ?

Les recherches complémentaires que j'ai instituées à ce sujet m'ont fait trouver aussi cette anse nerveuse chez les Dibranches, où elle n'a jamais été signalée. Elle se rencontre, au moins chez *Ommatostrephes* et chez *Sepia,*

[1] VON JHERING, *loc. cit.*, p. 263.

Digitized by Google

soit un OEgopside et un Myopside, les seuls genres d'ailleurs chez lesquels j'aie fait l'investigation [1].

a) Dans *Ommatostrephes pteropus*, cette commissure est fort allongée; ses deux branches naissent des ganglions buccaux supérieurs (que l'on doit homologuer aux pharyngiens des Nautiles, bien que ceux-ci n'aient pas de commissure supra-intestinale); elles présentent peu après leur naissance, sous l'œsophage, à leur bord ventral, un ganglion qu'unit à son symétrique une courte commissure sous-œsophagienne : ce sont les ganglions et commissure stomato-gastrique (fig. 183, XIII).

Les deux branches se prolongent ensuite en avant, à peu près parallèlement entre elles, et peu distantes l'une de l'autre, sous les muscles superficiels du bulbe, à la face ventrale de celui-ci. Elles arrivent alors vers le bord postérieur de la mandibule ventrale, sous la masse de l'organe subradulaire, où elles s'unissent (fig. 183, XV). Hancock [2] avait vu l'amorce de cette commissure labiale, le nerf *q*, qu'il supposait se ramifier dans les muscles du bulbe.

b) Chez *Sepia*, cette commissure est bien plus courte, mais elle présente les mêmes dispositions et rapports. Toutefois, passant vers le bord postérieur de la mandibule ventrale, sous l'organe subradulaire, elle y forme en son milieu une paire ganglionnaire, au moins chez les individus qui viennent d'éclore : ce que montrent les coupes sagittales (fig. 184, x) et transversales (fig. 185, VIII).

2° NERFS VISCÉRAUX. — Kerr [3] signale, avec une certaine réserve toutefois, une anastomose transversale des deux branches médiales des grands nerfs viscéraux, sous la papille postanale. L'examen de coupes sagittales de cette région (fig. 181) montre qu'il n'y a pas de fibres nerveuses unissant

[1] J'ignore si elle existe dans les Octopodes, n'ayant pas eu, au moment opportun, le matériel nécessaire pour m'en assurer. Je considère cependant la chose comme très possible, les Octopodes étant, comme les Myopsides (*Sepia*, etc.), les descendants directs des OEgopsides.

[2] HANCOCK, *On the nervous system of* Ommastrephes todarus (ANN. MAG. NAT. HIST., sér. 2, t. X (1852), pl. I, fig. 1, *q*).

[3] KERR, *loc. cit.*, p. 677.

Digitized by Google

ces deux branches [1]. En même temps elles font voir qu'il n'y a pas non plus de fibres nerveuses allant de ces nerfs à la papille postanale elle-même, et que celle-ci n'est pas un organe sensoriel, comme le supposait Willey [2]. L'extrémité de ces nerfs viscéraux médians innerve seulement le manteau et, chez la femelle, la glande nidamentaire.

2. Organes sensoriels. — 1° Osphradium. — La papille inter-branchiale des Nautiles a été assimilée par Ray Lankester et Bourne [3] à l'osphradium des autres Mollusques. Des coupes transversales de cet organe montrent que la papille elle-même n'est pas sensorielle, mais que, *sous elle*, l'épithélium de la cavité palléale reçoit un grand nombre de ramifications d'un filet du nerf viscéral-branchial (fig. 180, II); il y a donc là une région sensorielle, dont la papille est une sorte d'appareil protecteur, à peu près comme la papille palléale postérieure de certains Chitons (fig. 1, VI) l'est pour l'osphradium de ces animaux.

2° Organe subradulaire. — La « langue » ou organe subradulaire de Nautile (fig. 182, x) est papilleuse et plus molle que celle des Dibranches adultes, où la surface en est très cuticularisée. Néanmoins, je n'y ai pas distingué de spécialisation sensorielle ni de nerf important qui s'y rende, alors que cependant les embryons de *Sepia* ont une paire de ganglions sous cette « langue » et que de minces filets nerveux y aillent à la surface de l'organe [4].

[1] Les pores signalés par Kerr (*loc. cit.*, p. 676, fig. 5, *g*) mènent dans des glandes très profondes, probablement nidamentaires accessoires (fig. 181, II).

[2] Willey, *In the Home of the* Nautilus [Natur. Sc., t. VI (1895), p. 413, fig. 2, n^2].

[3] Ray Lankester and Bourne, *On the existence of Spengel's olfactory organ and of paired genital ducts in the Pearly Nautilus* (Quart. Journ. Micr. Sc., vol. XXIII, pp. 340 et 343, fig. 3, *n. olf.*).

[4] Joubin [*Recherches sur la morphologie comparée des glandes salivaires* (Arch. zool. expér., sér. 2, vol. V^{bis}, suppl., p. 55 du tiré à part)] a aussi vu des terminaisons nerveuses à l'extrémité de la « langue » des *Sepiola* embryonnaires, mais sans faire connaître l'origine de leurs fibres ni l'existence de la paire de ganglions « subradulaires ».

Digitized by Google

3° Papille postanale. — Ainsi qu'il a été dit plus haut, elle ne reçoit pas de nerf important; elle ne présente, ni sur elle ni autour d'elle, aucune région sensorielle. Son assimilation à une seconde paire d'osphradies fusionnées [1] ne paraît donc pas soutenable.

V. — DENTALIUM [2].

1. Lobes tentaculifères. — Je mentionne ces organes, non parce que je puis indiquer quelque nouvelle particularité dans leur structure, mais pour suggérer leur homologie avec les palmettes des Rhipidoglosses (fig. 142, IX). Ils possèdent les rapports morphologiques (innervation, etc.) et la situation de ces derniers, au dos de la tête et vers la ligne médiane (fig. 188, II). On sait que ces palmettes peuvent être non seulement pectinées (*Trochus*), mais digitées (*Phasianella bulimoides* [3]) et même parfois ramifiées (*Gena*).

2. Système nerveux. — Fol [4] dénie l'existence des ganglions pleuraux, renseignée par Plate; il accuse ce dernier auteur d'avoir attaqué à tort la description de Lacaze-Duthiers. Or, pour le point en question, celle-ci est parfaitement erronée, aussi bien que pour la situation de la commissure stomato-gastrique.

Le connectif cérébro-pédieux ne naît pas de la partie antérieure du ganglion cérébral, comme le représente Lacaze-Duthiers, mais de sa face ventrale; il s'unit presque aussitôt au connectif pleuro-pédieux, pour former avec lui un tronc commun (fig. 188, XIII). La même coupe sagittale qui montre les ganglions cérébral et pleural distincts (fig. 188, III et V) fait voir aussi que la commissure stomato-gastrique ne passe pas *au-dessus* de l'œsophage, comme l'indique Lacaze-Duthiers [5], mais bien au-dessous,

[1] Willey, *loc. cit.*, p. 413.

[2] L'espèce étudiée est *D. entale* (Méditerranée).

[3] Quoy et Gaimard, *Zoologie du voyage de l'Astrolabe*. Mollusques, pl. LIX, fig. 2.

[4] Fol, *Sur l'anatomie microscopique du Dentale* (Arch. Zool. Expér., sér. 2, t. VII, p. 108).

[5] F.-J.-H. Lacaze-Duthiers, *Histoire de l'organisation et du développement du Dentale* (Ann. d. sc. nat. zool., sér. 4, t. VI, pl. XIII, fig. 3, *p*).

Digitized by Google

comme dans tous les autres Mollusques, entre lui et le cæcum radulaire (fig. 188, VI).

Dentalium possède l'équivalent de la commissure labiale des Céphalopodes, des Amphineures et des Aspidobranches. C'est la commissure « sympathique antérieure » (Lacaze, Plate). Elle naît des centres cérébraux — et non des pleuraux — comme le représente Haller [1]. Elle donne elle-même naissance, comme dans les groupes précités, à la commissure stomato-gastrique « sympathique postérieure », qui a son origine dans deux ganglions correspondant aux « pharyngiens » du Nautile (fig. 182, VII); enfin elle innerve l'organe subradulaire, comme chez *Chiton* (fig. 25, IV, V).

3. **Tube digestif.** — L'estomac présente un cæcum pylorique qui n'a pas encore été décrit : il est court, situé à la partie postérieure de l'estomac (entre lui et le foie), ventralement, à la naissance de l'intestin, et se dirigeant un peu en arrière et vers la gauche (fig. 187, V). Peu important en lui-même, ce petit cul-de-sac le devient davantage lorsqu'on compare le tube digestif du Dentale à celui des autres Mollusques : on verra alors qu'il correspond au cæcum pylorique des Lamellibranches, des Aspidobranches et de beaucoup d'autres Gastropodes (Pectinibranches et Euthyneures) et des Céphalopodes; il a précisément la situation et l'orientation qu'il possède chez ces derniers. Ce cæcum est cilié; son épithélium ressemble assez à celui de la cavité centrale de la trompe.

4. **Orifices en boutonnières.** — Ils sont sensiblement transversaux (fig. 186, III; fig. 189) et ne constituent pas des orifices d'organes glandulaires, contrairement à ce qu'indique Nassonow [2], en quoi mes observations concordent avec celles de Plate [3]. Sur mes préparations, ces orifices mènent dans le sinus périanal (fig. 189, XI), ainsi que l'avaient déjà observé Lacaze-Duthiers, Fol et Plate. Si ce fait se trouve confirmé encore dans la

[1] HALLER, *Studien über Docoglosse und Rhipidoglosse Prosobranchier*, p. 152, fig. 5, *a*.

[2] NASSONOW, *Zur Morphologie der Scaphopoden* (BIOL. CENTRALBL., Bd X, p. 255).

[3] PLATE, *Ueber den Bau und die Verwandtschaftsbeziehungen der Solenoconchen* [ZOOL. JAHRB. (ABTH. F. MORPH.), Bd V, p. 331].

Digitized by Google

suite, la signification morphologique de ces orifices demeurerait obscure : l'homologie avec les orifices péricardiques externes de *Nautilus*, suggérée par Grobben [1], demeurerait insoutenable, quoiqu'elle soit fort attrayante, puisque ces ouvertures en boutonnière possèdent exactement la situation — entre l'anus et les orifices rénaux, un peu en avant de ces derniers — des ouvertures péricardiques externes du Nautile, et puisqu'elle s'accorde avec la perte des orifices du péricarde dans le rein (comme chez *Nautilus*) et avec ce fait que chez les formes où le péricarde s'ouvre dans le rein auprès de l'orifice extérieur de ce dernier, c'est au côté *interne* de celui-ci [2].

5. **Reins.** — Ils sont sans communication entre eux. Ils présentent une certaine asymétrie, en ce sens que le rein gauche chevauche un peu ventralement sur le droit (fig. 190), s'étendant au delà de la ligne médiane. Par contre, tout en arrière, le rein droit s'avance seul au côté dorsal (fig. 190, XI), extension déterminée par sa communication avec la glande génitale, dorsalement située.

6. **Glande génitale.** — Au sujet de cette dernière communication, mes observations ne concordent pas entièrement avec celles de Lacaze-Duthiers. D'après ce dernier, la partie antérieure de la glande serait absolument symétrique, à conduit médian [3]. Je constate, au contraire, que la corne droite antérieure de la glande est plus prolongée en avant que la gauche et se continue par le conduit : celui-ci est donc latéral dès son origine, obliquement dirigé vers le côté ventral, entre l'estomac et les muscles; il se continue directement avec la cavité du rein (fig. 190, I, XI), ainsi que Fol l'a déjà constaté [4].

[1] GROBBEN, *Morphologische Studien über den Harn- und Geschlechtsapparat sowie die Leibeshöhle der Cephalopoden* (ARB. ZOOL. INST. WIEN, Bd V, p. 230).

[2] Exemple : *Ostrea* (PELSENEER, *L'hermaphroditisme chez les Mollusques* [ARCH. DE BIOL., t. XIV, pl. IV, fig. 7, XI]).

[3] F.-J.-H. LACAZE-DUTHIERS, *Histoire de l'organisation et du développement du Dentale* (ANN. D. SC. NAT. ZOOL., sér. 4, t. VII, pl. V, fig. 1, *c*).

[4] FOL, *Sur l'Anatomie microscopique du Dentale* (ARCH. DE ZOOL. EXPÉR., sér, 2, t. VII, p. 132).

Digitized by Google

VI. — LAMELLIBRANCHES PROTOBRANCHES [1].

1. **Systéme nerveux.** — L'existence, chez certains animaux de ce groupe (*Leda*), d'une cavité pharyngienne que j'y ai décrite autrefois [2], m'a conduit à rechercher s'il ne s'y trouve pas aussi quelque reste d'un système stomato-gastrique. L'observation montre (sur les coupes transversales) que *Leda* possède un cordon nerveux infra-intestinal unissant les deux ganglions cérébraux et passant sous la première courbure de l'intestin antérieur (fig. 196bis, IV), au voisinage immédiat de l'ouverture buccale (« lèvre inférieure » ou postérieure) : ce cordon commissural est la commissure *labiale* des autres Mollusques (fig. 196, VI).

Mayoux a décrit [3], chez *Meleagrina* (= *Avicula*), deux cordons nerveux s'unissant sous le « pharynx » et dont naissent les nerfs conduisant à des ganglions « buccaux ». D'après sa description sans figure, cette commissure est située plus en arrière que celle ci-dessus de *Leda,* puisqu'elle ne se trouve pas immédiatement en arrière du bord ventral de la bouche : de sorte que je n'oserais pas l'homologuer à la commissure labiale. Son existence n'a pas encore été confirmée; et, bien que je ne veuille pas nier sa présence, je n'ai pas pu la retrouver dans *Meleagrina margaritifera* (de Ceylan).

2. **Cœur.** — Le ventricule, supra-intestinal chez *Nucula,* est traversé par le rectum chez *Leda, Yoldia* et *Solenomya* (fig. 191-194). Dans *Leda,* il est remarquable par son asymétrie (fig. 195, XII) : ce ventricule est manifestement et entièrement à droite du plan sagittal médian (les circonvolutions intestinales sont également dans la moitié droite du corps).

[1] Espèces étudiées : *Solenomya togata* (Méditerranée) ; *Nucula nucleus* (Atlantique); *Leda pella* (Méditerranée); *Yoldia hyperborea* (Mer Blanche).

[2] PELSENEER, *Contribution à l'étude des Lamellibranches* (ARCH. DE BIOL., t. XI, p. 170).

[3] MAYOUX, *L'existence d'un rudiment céphalique, d'un système nerveux stomato-gastrique et quelques autres particularités morphologiques de la Pintadine* (BULL. SOC. PHILOMAT. PARIS, sér. 7, t. X, p. 100).

Digitized by Google

Les deux aortes naissent individuellement dans les Nuculides (contraire-à ce que j'ai cru autrefois pour *Nucula*) : elles sont toutes deux à gauche du rectum, dans des plans sagittaux différents.

3. **Reins et glandes génitales.** — L'ouverture des glandes génitales dans la partie initiale des reins a été contestée par Stempell [1], pour *Leda*, où la glande génitale s'ouvrirait directement au dehors dans un cloaque commun avec le rein.

L'examen de ce point spécial me donne des résultats différents :

1° Chez *Solenomya*, les coupes transversales successives montrent que la glande génitale se joint, antérieurement, au conduit péricardique, au point où celui-ci passe à la branche initiale du rein, ou bien, si l'on veut, que le conduit génital plissé s'ouvre dans la partie initiale du rein, au point où y arrive aussi le conduit péricardique (fig. 191, VII; 193, XI) : il n'y a donc pas d'ouverture génitale propre.

D'autre part, les deux branches (antéro-postérieure et postéro-antérieure) de chaque rein communiquent à leur partie antérieure, c'est-à-dire près de l'orifice péricardique de la première et de l'orifice extérieur de la seconde. Cette communication se fait par le conduit péricardique lui-même, c'est-à-dire par la partie tout à fait initiale du rein (fig. 192, XII; 194, V; 191bis); ainsi, probablement, les produits génitaux arrivent directement *à l'orifice extérieur du rein*, par cette communication *secondaire* des deux branches rénales.

2° *Yoldia* montre la même disposition : le conduit génital plissé y communique avec la partie initiale (péricardique) du rein (fig. 197, II, III); puis, plus en arrière, le conduit formé par l'union du canal péricardique et de la glande génitale, s'ouvre, dans la branche terminale du rein, vers son orifice extérieur (fig. 198, VI').

[1] STEMPELL, *Vorläufige Mittheilung über die Anatomie von Leda sulculata* Gould (SITZUNGSBER. GESELLSCH. NATURFORSCH. FREUNDE. BERLIN, 1897, p. 22. — DREW [*Notes on the embryology, anatomy and habits, of Yoldia limatula* (JOHNS HOPKINS UNIV. CIRCUL., t. XVII, n° 132, p. 13)] dit aussi que les orifices rénaux et génitaux sont fusionnés chez *Yoldia*.

Digitized by Google

3° Dans *Leda* et *Nucula*, les deux branches du rein sont également unies vers leur extrémité tout à fait antérieure par le conduit que forment ensemble le canal péricardique et la glande génitale : de sorte qu'il peut sembler que la glande génitale s'ouvre directement au dehors, comme l'indique Stempell pour *Leda;* mais la disposition observée dans *Solenomya* montre que c'est à la partie initiale des reins que débouchent les glandes génitales, et que leur communication avec la branche terminale et l'orifice extérieur de ces organes est secondaire.

Les reins de *Yoldia hyperborea* et de *Leda pella* communiquent entre eux sous le péricarde (comme Stempell l'a indiqué pour *L. sulculata* [1]) (fig. 197, I; 198, II) : cette jonction se fait vers l'origine des parties initiales des reins, alors que dans les formes plus spécialisées (*Donax, Pholas, Lyonsia,* etc.), elle se trouve vers les orifices extérieurs. Dans *Solenomya,* une pareille communication n'existe pas.

Quant aux glandes génitales, elles sont encore sans communication entre elles, bien qu'il y en ait chez d'autres Lamellibranches : *Donax* (fig. 199, IX), *Chlamydoconcha* [2].

VII. — RÉSUMÉ.

I° Amphineures en général.

1. Métamérisation des Amphineures. — L'asymétrie fréquente des branchies, la variabilité de leur nombre, de même que la variabilité du nombre et l'asymétrie du nombre des communications ventriculo-auriculaires, montrent que la métamérisation des Chitons n'est pas primitive. L'étude des reins et des vaisseaux donne aussi le même résultat à Plate [3], et, pour les reins au moins, je puis confirmer ses conclusions. Enfin Wiren [4] a égale-

[1] Stempell, *loc. cit.*, p. 22.

[2] Bernard, *Anatomie de* Chlamydoconcha Orcutti (Ann. sc. nat. Zool, sér. 8, t. IV, p. 247).

[3] Plate, *Sitzungsber. Gesellsch. naturforsch. Freunde Berlin,* 1893, p. 164.

[4] Wiren, *Studien über die Solenogastren* (K. Svensk. Vetensk. Akad. Handl., Bd XXV, n° 6, p. 93).

Digitized by Google

ment trouvé que l'organisation des Aplacophores démontre qu'il n'y a pas non plus, chez eux, de métamérisation primitive.

Il faut donc adopter l'opinion que dans les Amphineures en général, la segmentation que présentent extérieurement certains organes, est un phénomène secondaire, une pseudo-métamérisation.

2. Système nerveux. — Les Amphineures n'ont pas encore de commissure viscérale spécialisée. Ils ont une commissure labiale qui, chez les Chitonides, possède une commissure buccale supérieure.

3. Branchies. — Les Chitonides ont, parmi leurs branchies multiples, la paire de cténidies originelles des Mollusques : c'est la première paire postrénale, la dernière des Métamacrobranches, et, d'une façon générale, la plus grande [1].

4. Conduits génitaux. — Ils correspondent, chez les Chitonides, à une paire antérieure, distincte, de Néphridies.

IIe Aspidobranches (= Docoglosses + Rhipidoglosses) en général.

1. Cœlome, reins et glandes génitales. — Dans le présent travail, j'ai étudié principalement, avec le système nerveux, le cœlome, les reins, et les glandes génitales, à cause de l'importance morphologique — et conséquemment phylogénétique — de ces organes.

1° Cœlome. — En dehors du péricarde, il n'y a pas de cœlome, pas plus que dans les Chitonidæ, c'est-à-dire pas de « cavité secondaire du corps » (Haller). Malgré mes observations attentivement et patiemment dirigées sur ce point, dans le but de contrôler celles de Haller, je n'ai pu trouver de cœlome distinct. J'ai constaté, par contre, que (dans les Patel-

[1] L'objection que Plate tire de la conformité de *toutes* les branchies me paraît manquer de portée (*Kritik*, etc., loc. cit., p. 276) : appliqué aux Nautiles, elle empêcherait d'homologuer une de leurs paires branchiales aux deux branchies des Dibranches. Quant à l'*Osphradium* qui manquerait (*id.*, p. 275), on peut le voir dans la saillie sensorielle que j'ai décrite en dehors et un peu en arrière de la branchie postrénale d'un Métamacrobranche : *Boreochiton marginatus*.

Digitized by Google

liens et les Fissurellidæ) l'anatomiste hongrois a pris pour un cœlome, une partie du rein droit qui s'étend entre les organes (*Lepeta :* fig. 104, III et VIII; *Emarginula :* fig. 122, III; 123, III; 124, I; *Cemoria :* fig. 132, V; 133, VII) et présente une épaisseur très variable d'épithélium, jusqu'à l'épithélium très plat; cette variabilité d'épaisseur se retrouve justement dans les figures de Haller [1], alors qu'un épithélium cœlomique est caractérisé par sa minceur constante.

2° Reins. — *A.** Dans la plupart des Aspidobranches, il y a *deux* reins : tous les Docoglosses et, parmi les Rhipidoglosses, *Scissurella, Trochus, Stomatella, Haliotis, Turbo, Delphinula, Phasianella, Emarginula, Cemoria* (= *Puncturella*), *Scutum* [2].

** Chez tous ces Aspidobranches binéphridiés, les deux reins sont asymétriques, même chez *Cemoria* et chez *Scissurella* (Pleurotomariide).

*** Dans tous ces Aspidobranches binéphridiés, ces deux reins sont sans communication l'un avec l'autre (contrairement à ce qui a lieu dans de nombreux Lamellibranches [3] et Céphalopodes) : le rein gauche (« sac papillaire » des Rhipidoglosses enroulés) est entièrement indépendant de la masse acineuse du rein droit.

B. L'existence de ces deux reins a toujours été considérée comme importante au point de vue de l'asymétrie des Pectinibranches et des Euthyneures. On s'est, en effet, toujours inquiété de savoir auquel des deux organes correspond le rein unique de ces derniers Gastropodes.

a) La comparaison s'est faite d'abord entre ceux-ci et les Aspidobranches déroulés (Patelliens et Fissurellidæ). Or, le rein gauche y est fort petit (*Helcion :* fig. 100, VI; *Emarginula :* fig. 121, V; fig. 125, V; *Cemoria :* fig. 130, XIII). On en a conclu que le rein unique (à gauche du rectum :

[1] Par exemple : fig. 5 et 6, *Studien*, etc., loc. cit.

[2] Plus *Pleurotomaria*, que je n'ai pas étudié moi-même. — Un second rein manque seulement chez les Néritacés, où le rein unique est à gauche du rectum.

[3] Ou cette communication est très grande dans les formes spécialisées (Anatinacés, Pholadacés, etc.).

Digitized by Google

fig. 177, IV, x) des Gastropodes mononéphridiés correspond au rein *droit* (à *droite* du rectum) des Patelliens et des Fissurellides [1].

b) L'étude ultérieure des Rhipidoglosses enroulés n'a pas renversé cette manière de voir. Perrier, quoique ayant constaté la séparation des deux reins des Rhipidoglosses, considère le rein unique des Pectinibranches comme équivalent au *droit* des Rhipidoglosses [2] et à la somme des *deux* reins des Patelliens [3]; et Haller tient le rein à gauche du rectum des Trochoïdes, Haliotides (et le rein unique des Gastropodes mononéphridiés) pour homologue du droit des Patellides et Fissurellides [4].

Quoique différentes par leurs détails, ces théories de Haller et de Perrier conduisent au même résultat morphologique et nécessitent une *translocation* du rein droit vers l'autre côté du rectum, hypothèse difficile à admettre, impossible à prouver et en tout cas peu naturelle.

c) La théorie de Haller tombe par la démonstration de l'indépendance des *deux* reins des Trochoïdes et de l'équivalence de leur rein droit avec le rein droit des Aspidobranches déroulés.

d) Reste la « théorie morphologique du rein » de Perrier :

α) Cet auteur voit [5] un type de passage, par lequel est « rigoureusement démontrée » sa théorie, dans les Ampullaires, telles que les décrit Bouvier [6] : un rein « droit » y communiquerait avec un rein « gauche » et déboucherait seul au dehors, à gauche du rectum.

Mais ce prétendu rein « droit » est une expansion en avant, le long du côté gauche du rectum, de la partie antérieure du rein proprement dit ou postérieur (fig. 177, x), dont il est séparé par un étranglement, — expan-

1 VON JHERING, *Zur morphologie der Niere der Sog.* « Mollusken » (ZEITSCHR. F. WISS. ZOOL., Bd XXIX, pl. XXXV, fig. 7).

2 PERRIER, *loc. cit.*, p. 140.

3 PERRIER, *loc. cit.*, p. 167.

4 HALLER, *Studien*, etc., loc. cit., p. 122.

5 PERRIER, *loc. cit.*, p. 170.

6 BOUVIER, *Étude sur l'organisation des Ampullaires* [MÉM. SOC. PHILOMATIQUE (centenaire), 1881, p. 63].

Digitized by Google

sion peu excrétrice [1], sorte d'uretère ressemblant, par sa structure, à celui (« poumon ») de *Vaginula* et dont la formation est peut-être due au régime spécial, semi-aquatique, semi-aérien des Ampullaires.

Cette portion antérieure du rein (fig. 177, IV; fig. 173, IX; 174, I; 175, I) n'a pas d'orifice péricardique. La partie postérieure, seule, en possède un (fig. 175, VI; fig. 177, XI) [2]; le conduit péricardique naît de la partie antérieure de droite du péricarde et s'ouvre sur le sommet d'une crête, dans le milieu du rein, à la partie antérieure, non loin de l'orifice « interrénal ».

β) D'autre part, dans les reins de *Patella,* Perrier voit les arguments suivants à l'appui de l'hypothèse, que le rein unique des Pectinibranches résulterait de la fusion des deux reins des Docoglosses :

* *Situation des deux reins à droite du péricarde* [3]. — Or, il n'y a pas eu de déplacement du rein gauche : le changement des rapports est dû au déplacement du cœur et du péricarde vers la gauche (où est la branchie unique de *Acmæa*), par suite de la disparition de la branchie et de l'oreillette *droites* chez les Acmæidæ (souche des Patellidæ). Les Patelles ont dû avoir à l'origine (comme tous les Mollusques) le péricarde au dos du rectum (fig. 178, A), puis traversé par le rectum (fig. 178, B), enfin au-dessous de ce dernier (fig. 178, C) pour arriver en dernier lieu au côté gauche de celui-ci (fig. 179);

** *Communication des lacunes des deux reins avec l'oreillette (gauche)* [4]. — Cette communication résulte nécessairement de ce qu'il n'y a plus *qu'une seule* oreillette (gauche) (par suite du même motif : disparition de la branchie droite chez *Acmæa*);

[1] Contrairement à ce que suppose BURNE (*A reno-pericardiac pore in Ampullaria urceus* [PROC. MALACOL. SOC., vol. III (1898), p. 50)]; c'est ce que montre sa structure, comparée à celle de la partie postérieure : celle-ci est lamelleuse aussi (fig. 173, 174, 175), mais à trabécules fragiles, formés d'épithélium à cellules vacuolaires. SABATIER (*Étude sur le foie chez les Ampullaires* [ASSOC. FRANÇ. AVANCEMENT DES SC., *Compte rendu*, 6e session, p. 640, 1878]) a reconnu aussi que ses cellules sont « dépourvues de toute cavité d'excrétion ».

[2] PERRIER, *loc. cit.*, p. 169.

[3] PERRIER, *loc. cit.*, p. 169.

Digitized by Google

*** *Mince paroi séparant les deux reins* [1]. — Le fait n'est pas exact (voir fig. 98, VI, coupe passant par le point où les deux reins sont le plus rapprochés).

γ) Enfin, dans la théorie de Perrier, il y a contradiction dans la façon de considérer les Patelliens et les Trochoïdes, quoique également *binéphridiés tous deux;* puisque le rein unique des Pectinibranches serait l'équivalent des *deux reins* de *Patella* et uniquement du rein droit *seul* des Trochoïdes [2], alors que ces derniers sont moins distants des Pectinibranches que les Patelliens (rameau détaché aberrant).

Je repousse donc :

1° La théorie de Haller, c'est-à-dire que je ne puis admettre que le rein droit des Aspidobranches binéphridiés devienne le rein gauche unique dans les Pectinibranches;

2° La théorie de Perrier, c'est-à-dire que je ne puis admettre davantage que le rein droit + le rein gauche de *Patella* deviennent *ensemble* le rein gauche unique des Pectinibranches.

J'estime conséquemment qu'il faut conserver et compléter l'hypothèse de Ray Lankester, que le rein gauche (petit) de *Patella* correspond au rein unique des Pectinibranches [3], en l'étendant à tous les Aspidobranches, dont le rein gauche, et lui *seul,* est équivalent au rein unique des Pectinibranches.

Cette homologie est bien plus claire encore si, au lieu de considérer *Patella* ou les Rhipidoglosses déroulés (Fissurellides), on examine des formes enroulées, plus proches évidemment de la souche des Gastropodes Pectinibranches, que les genres secondairement déroulés qui sont des groupes terminus. Car ici ne tient plus l'argument de la petitesse du rein gauche (qui faisait croire à sa disparition ultérieure) ni du manque de son conduit péricardique.

C'est seulement, en effet, dans les formes secondairement déroulées, que le rein gauche est rudimenté, le droit y gardant un grand développement

[1] PERRIER, *loc. cit.*, p. 170.

[2] PERRIER, *loc. cit.*, p. 140.

[3] RAY LANKESTER, *On the originally Bilateral Character of the Renal Organs of Prosobranchs* (ANN. MAG. NAT. HIST., sér, 5, t. VII (1881), p. 434).

Digitized by Google

et s'y étendant largement entre les organes viscéraux et autour d'eux, dans *tout* le corps : *Lepeta* (fig. 104, III, VII); *Emarginula* (fig. 122, III; 123, III); *Cemoria*, (fig. 132, V; 133, VII). Et c'est seulement aussi dans les Rhipidoglosses *déroulés* (Fissurellides) que le conduit réno-péricardique gauche est perdu.

Tandis que chez les Aspidobranches enroulés (Trochoïdes, *Scissurella*, etc.), le rein gauche est bien développé (fig. 171, XIII; fig. 111, I), pourvu d'un conduit péricardique, et situé dans le manteau et hors de la masse viscérale, ayant donc les situation, forme et rapports du rein unique (à gauche du rectum) des Pectinibranches inférieurs (*Littorina*, etc.).

Il est donc plus naturel de voir dans ce rein gauche l'homologue du rein unique des Pectinibranches — puisqu'il a les mêmes situation et rapports (fig. 171, XIII), — que de recourir à l'hypothèse d'une translocation du rein droit des Aspidobranches jusqu'au côté gauche du rectum, et de la sortie de sa masse considérable hors de la cavité viscérale et de son passage sous le rectum, pour arriver au côté gauche de ce conduit, dans le manteau.

Il est plus simple de concevoir que ce rein gauche des Rhipidoglosses n'a pas disparu dans les Pectinibranches, mais que le rein droit y est perdu : la disparition de ce dernier étant en rapport avec la disparition *complète* des branchie, oreillette et sinus afférent droits (les relations des oreillettes et des reins sont bien connues : exemple, *Nautilus*).

Ce rein droit est conservé dans les Rhipidoglosses dibranchiés et dans les autres Aspidobranches *où la glande génitale y débouche;* tandis qu'il est perdu seulement quand l'orifice génital devient extérieur (comme dans les Pectinibranches, fig. 126, *h*) : Néritacés. Ceux-ci n'ont qu'un rein, le gauche, et ce dernier a les position et rapports du *rein gauche* tant des Trochoïdes (fig. 171, XIII) d'une part, que des Pectinibranches (fig. 177, IV, X) d'autre part, démontrant ainsi que cet organe est homologue de part et d'autre.

3° Organes génitaux. — Dans les Aspidobranches archaïques (Trochidæ, Fissurellidæ), la glande génitale débouche dans le conduit réno-péricardique (comme dans les Protobranches). Chez eux ce conduit s'ouvre dans la portion terminale du rein (fig. 120, IX; 129, XV; 171, V); il a fonction-

Digitized by Google

nellement la structure d'un conduit génital, sur la plus grande partie de son étendue, de sorte qu'il semble, à première vue, que c'est le conduit réno-péricardique qui s'ouvre dans le conduit génital.

2. **Système nerveux.** — Tous les Aspidobranches ont une commissure labiale (ou cérébrale infra-buccale) (fig. 92, XXVI; fig. 102, IX; fig. 162, II) de laquelle naît la commissure stomato-gastrique. Elle est plus mince dans les Rhipidoglosses, où elle manifeste déjà une tendance à se perdre, en même temps que la commissure stomato-gastrique tend à rapprocher son origine des centres cérébraux (où elle naît dans les Pectinibranches).

3. **Asymétrie.** — Aucun Aspidobranche, pas même *Scissurella* (Pleurotomariide) ni *Cemoria* (Fissurellide), n'a conservé la symétrie des reins, non plus que des glandes génitales, ces dernières étant représentées par un organe unique (fig. 113, II, XV; 115, VI, XIII; 130, XI, XIII).

III° Mollusques archaïques en général.

1. **Système nerveux et organes des sens.** — L'organe subradulaire nous conduit à un caractère commun :

Cet organe n'existe pas dans les Aspidobranches [1]. Les nerfs « subradulaires » décrits par Haller sont de minces faisceaux musculaires allant de la partie inférieure du bulbe buccal jusqu'au bord antérieur de la commissure pédieuse. Mais l'organe se trouve plus ou moins différencié dans les Chitonides, les Scaphopodes et les Céphalopodes (constituant, chez ces derniers, la « langue », qui dans l'adulte ne paraît plus sensorielle).

L'organe subradulaire est innervé :

Chez les Scaphopodes, par la commissure labiale;

Chez les Chitonides, par la commissure labiale (fig. 25, V);

Chez les Céphalopodes, par la commissure jusqu'ici ignorée, qui correspond à la labiale des formes précédentes (*Nautilus :* fig. 182, IX; *Ommatostrephes :* fig. 183, XV; *Sepia :* fig. 184, X).

[1] Mes observations ne sont pas ici d'accord avec celles de HALLER, qui attribue un organe subradulaire à tous les Rhipidoglosses, même à *Neritina* (*Studien uber Docoglosse und Rhipidoglosse Prosobranchier*, p. 128) et aux divers Docoglosses (*loc. cit.*, pp. 3 et 37).

Digitized by Google

La commissure labiale existe donc dans les trois classes : Amphineures, Céphalopodes et Scaphopodes; elle se rencontre en plus dans les Gastropodes archaïques (tous les Aspidobranches), et enfin chez un des Lamellibranches primitifs, *Leda* (fig. 196, VI). C'est donc une anse nerveuse importante et ancienne.

Elle constitue le point de départ du système stomato-gastrique [1] : la commissure stomato-gastrique naît de la commissure labiale (ou bien les deux naissent par un tronc commun) chez les Céphalopodes, les Scaphopodes, les Amphineures Polyplacophores et les Aspidobranches. Dans les Gastropodes supérieurs (sauf chez quelques-uns des moins spécialisés : *Paludina, Cyclophorus,* etc.), la commissure labiale est perdue et le stomato-gastrique se conserve seul.

Quant à la commissure buccale supérieure, elle est une spécialisation du système labio-buccal : c'est une anastomose secondaire des troncs labiaux, au-dessus du tube digestif, chez les Céphalopodes dibranches (fig. 183, III) et les Chitonides (fig. 25, IV).

Le système nerveux des Mollusques se compose fondamentalement de deux centres cérébraux avec deux troncs pédieux et deux troncs palléaux, et, en outre, deux troncs labiaux dont des nerfs commissurés donnent le système stomato-gastrique ou « viscéral antérieur ». De même, dans les cordons palléaux, deux nerfs commissurés ont donné la commissure viscérale (originairement ils donnent des nerfs viscéraux multiples : *Chiton*).

Quant à la commissure supra-intestinale des cordons palléaux (Chitonides), elle constitue aussi une spécialisation analogue à la commissure supra-œsophragienne (buccale supérieure) des cordons labiaux.

Les cordons pédieux et palléaux présentent de nombreuses anastomoses palléo-pédieuses dans les Amphineures. Chez les Patelliens il en existe encore quelques-unes, en avant [2], et tous les Mollusques ont conservé la plus antérieure, qui forme le connectif pleuro-pédieux.

Chez les Mollusques privés d'yeux à l'état adulte (Chitonides et Lamelli-

[1] Qui ne naît pas des centres pleuraux, auxquels HALLER le rattache avec insistance.

[2] HALLER, *Studien über Docoglosse und Rhipidoglosse Prosobranchier*, fig. 1, π, π', fig. 19, π.

Digitized by Google

branches), on peut observer des *yeux larvaires*. Ceux des Chitonides sont sous-épithéliaux dans les larves âgées [1]. Mais ces organes ne paraissent pas comparables aux yeux des autres Mollusques, parce qu'ils sont placés sur les cordons palléaux, et surtout parce qu'ils se trouvent situés hors du champ vélaire [2]. Par contre, les yeux larvaires des Lamellibranches, qui n'ont pas encore été étudiés jusqu'ici, sont (au moins chez *Mytilus*) placés sur les ganglions cérébraux (fig. 200, VI) : ils ne sont pas sous-épithéliaux et sont constitués par un enfoncement de cellules pigmentées, sur lesquelles repose un corps réfringent cuticulaire [3]. Leur structure les rapproche donc des yeux des Aspidobranches primitifs.

2. **Reins et organes génitaux**. — Dans les Chitonides, la séparation complète des glandes génitales (espace cœlomique génital) et du péricarde (espace cœlomique péricardique) n'est pas une disposition primitive; mais les conduits génitaux y sont homologues de ceux des Céphalopodes, où cette séparation n'est pas encore effectuée.

Dans l'ancêtre des Chitonides et des Céphalopodes, il devait donc y avoir un état primitif, à cœlome encore indivis, c'est-à-dire à glande génitale et péricarde non séparés (fig. 126, *a*). La disposition que présentent les Aplacophores (ou Solenogastres) montre en effet que les Amphineures primitifs avaient un péricarde et des glandes génitales communiquant. D'autre part, la disposition des Céphalopodes et des Chitonides montre qu'il y avait chez leur ancêtre commun deux paires de néphridies : 1° génitales; 2° péricardiques (reins proprement dits). Enfin, la conformation observée dans les Aplacophores et chez *Nuttalochiton Hyadesi* [4] prouve que cet ancêtre devait posséder des gonades paires. Cet état primitif général (sauf la duplicité de la glande) se trouve conservé dans les Céphalopodes.

Les Prorhipidoglosses [5], comme les Amphineures primitifs, avaient aussi

[1] KOWALEVSKY, *Embryogénie du Chiton Polii*, loc. cit., fig. 84.

[2] LOVEN, *Ueber die Entwickelung von Chiton* [ARCH. F. NATURGESCH., 1856, pl. IX, fig. 10] (l'œil se trouve dans l' « intersegmentum » 1-2).

[3] PELSENEER, *Les yeux céphaliques chez les Lamellibranches* (ARCH. DE BIOL., 1899, pl. VII).

[4] PLATE, *Sitzungsber. Acad. Wiss. Berlin*, 1898, XIV, p. 214.

[5] Souche commune des Gastropodes, Lamellibranches et Scaphopodes.

Digitized by Google

cette communication du péricarde et de l'espace génital. Elle est même conservée dans la disposition que présentent les Protobranches et divers Aspidobranches, où les glandes génitales débouchent, non plus dans le péricarde, mais à la partie tout à fait initiale du rein, c'est-à-dire dans le conduit réno-péricardique (*Solenomya*, fig. 193, VIII; *Trochus*, fig. 171, V, VI).

Tandis que dans les Chitonides, le cœlome primitif est divisé complètement (exagération de l'étranglement qui se manifeste dans les Céphalopodes). Mais alors que les Chitonides, par suite de cet étranglement, ont conservé leurs deux paires de néphridies, dans les Aplacophora, où la communication a persisté entre l'espace cœlomique génital et le péricarde, la paire antérieure (génitale) de néphridies est perdue (fig. 126, *d*, *e*).

Par spécialisation ultérieure, les glandes génitales s'ouvrent directement dans les reins (sans l'intermédiaire du conduit péricardique : divers Lamellibranches, Dentale, fig. 190), puis dans le conduit excréteur du rein, et finalement par un orifice distinct, voisin de l'ouverture rénale (généralité des Gastropodes et Lamellibranches); mais celui-ci peut s'en écarter plus ou moins, au point que, dans certains Pulmonés et Nudibranches, l'orifice rénal est voisin de l'anus, alors que l'ouverture génitale s'en est secondairement éloignée, entraînée vers le pénis.

Quant au rein lui-même, sa migration hors de la masse viscérale est une spécialisation; la disposition observée chez les Chitons et les Aspidobranches précède celle qui existe dans les Gastropodes différenciés, où le rein est dans le manteau, de même que chez les Cuspidariidæ (Lamellibranches très spécialisés).

Digitized by Google

SECONDE PARTIE
PHYLOGÉNIE

I. — RELATIONS DES MOLLUSQUES ENTRE EUX.

1° Affinités des Docoglosses et des Rhipidoglosses.

1. **Spécialisation par déroulement.** — Les preuves embryologiques sont formelles; elles ont surtout été données en détail, pour *Fissurella,* par Boutan, qui a montré que les individus très jeunes sont enroulés. Mais cet auteur a exagéré en concluant de ce fait que les Fissurellides ne sont pas archaïques [1].

On peut remettre les choses au point en disant que ces formes sont plus spécialisées que *divers* Gastropodes *archaïques enroulés* (Pleurotomariides, Trochoïdes), mais néanmoins archaïques (et très) parmi les Gastropodes [2]. Leurs affinités incontestables pour les classes voisines (Protobranches, Dentales) sont une preuve de leur voisinage de la souche commune (Prorhipidoglosse).

Les principaux caractères de spécialisation des formes déroulées (Fissurellides) parmi les archaïques, c'est-à-dire parmi les Rhipidoglosses, sont les suivants :

1° Réduction du rein gauche (fig. 121 et 122, v; 130, xiii);

2° Sortie des cordons pédieux hors de la musculature du pied (fig. 133, viii);

3° Concentration des cordons pédieux dans la moitié antérieure du pied (*Fissurella* [3], *Cemoria*);

4° Différenciation d'une glande anale (fig. 120, i; 128, ii);

1 Boutan, *Recherches sur l'anatomie et le développement de la Fissurelle,* pp. 152-153 (Arch. zool. expér., série 2, t. III[bis] supplémentaire).

2 Ce que Bouvier avait déjà fait remarquer (*Système nerveux, morphologie générale et classification des Gastéropodes Prosobranches*, loc. cit., p. 476).

3 Haller, *Untersuchungen über marine Rhipidoglossen,* I, loc. cit., fig. 8.

Digitized by Google

5° Multiplication des orifices hépatiques (*Fissurella* et *Emarginula* [1], *Cemoria*).

2. Unité des Aspidobranches [2] (= Docoglosses + Rhipidoglosses). — Il faut réunir ensemble tous les Docoglosses et Rhipidoglosses, qu'ils soient abranches, azygobranches ou zygobranches. L'exemple de *Scissurella*, dibranchié à branchie droite *monopectinée*, intermédiaire donc entre les Zygobranches et les Azygobranches, montre qu'il ne faut pas établir de division à ce point de vue.

Cette unité des Aspidobranches, déjà défendue par Fischer [3] et Bouvier [4], peut difficilement se contester, si l'on rappelle les principaux caractères communs importants des Docoglosses et Rhipidoglosses (par opposition aux autres Gastropodes) :

1° Ganglions pédieux en forme de cordons anastomosés;

2° Commissure labiale;

3° Branchie bipectinée (celle d'*Acmœa* équivalant à celle de *Trochus*);

4° Reins pairs; grande extension du rein droit (Fissurellides, Trochoïdes, Patelliens); rein gauche d'autant plus réduit que le déroulement est plus avancé (Fissurellides et Patelliens).

Le fait que les Docoglosses ne sont plus diotocardes n'est pas suffisant pour détruire la valeur de ces caractères [5], non plus que le passage du rectum hors du ventricule, puisque cette dernière particularité s'observe aussi dans plusieurs Rhipidoglosses (certains Néritacés).

3. Archaïcité des Docoglosses. — Malgré le déroulement de leur masse viscérale et de leur coquille, malgré la perte constante de la branchie

[1] Fischer, *Recherches sur la morphologie du foie des Gastropodes* (Bull. sc. France et Belgique, t. XXIV, p. 282).

[2] Ou Scutibranches.

[3] Fischer, *Manuel de Conchyliologie*, p. 792.

[4] Bouvier, *Système nerveux*, etc., loc. cit., pp. 453, 457.

[5] Il n'y a toutefois pas de « diotocardes » en dehors des Aspidobranches; je ne puis pas confirmer la présence de deux oreillettes chez *Cypræa*, indiquée par Haller (*Die Morphologie der Prosobranchiern* [Morph. Jahrb., Bd XVI, fig. 24-26]); les espèces de *Cypræa* que j'ai examinées (*C. europæa*, *C. lurida*, respectivement de l'Atlantique et de la Méditerranée) ont un cœur caractéristique de Pectinibranche, donc de Monotocarde. La prétendue oreillette droite est probablement une ecbolie anormale du ventricule, comme j'en ai déjà constaté chez d'autres Mollusques (*Tellina*).

Digitized by Google

droite et la perte fréquente de la branchie gauche, malgré enfin que leur rectum soit devenu ventral au cœur — malgré ces caractères qui sont incontestablement le signe d'une certaine spécialisation, — les Docoglosses offrent aussi, d'autre part, des signes manifestes et importants d'indifférenciation :

1° Chaque rein a encore sa communication péricardique;

2° Les deux reins sont encore excréteurs;

3° La commissure labiale est encore très forte;

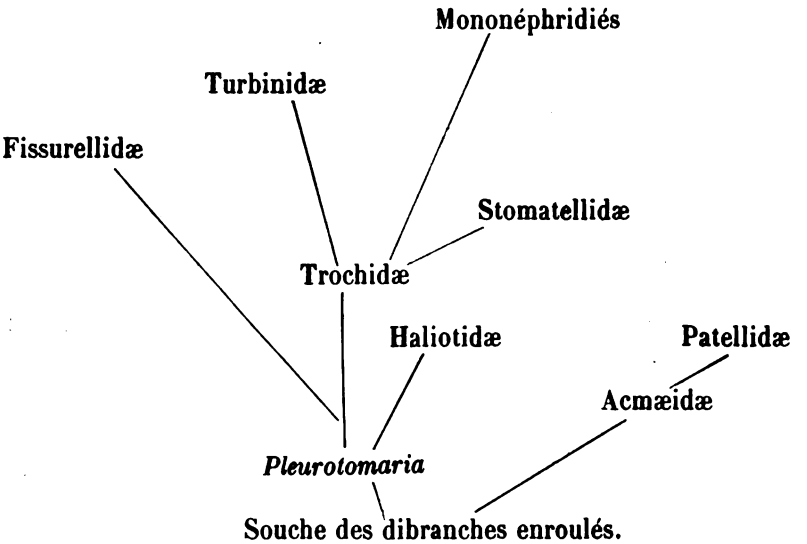
4° Il n'y a pas encore d'anastomose palléale (dialyneurie);

5° Il existe encore quelques anastomoses antérieures des cordons pédieux aux grands nerfs palléaux;

6° Les cordons pédieux sont encore dans la musculature du pied.

Ces divers caractères, *réunis*, prouvent que les Docoglosses, contrairement à l'opinion de Bouvier et Fischer [1], se sont détachés très hâtivement de la souche des Gastropodes, et qu'ils ont conservé, plus que les autres formes de leur classe, des traits primitifs d'organisation qui ne se rencontrent réunis que chez les Amphineures Polyplacophores.

La place des Docoglosses, parmi les Gastropodes archaïques, peut donc se représenter de la façon suivante :



[1] Fischer et Bouvier, *Recherches et considérations sur l'asymétrie des Mollusques*, loc. cit., p. 178.

Digitized by Google

II° Affinités des Pyramidellidæ et origine des Euthyneures.

Il y a quelques années, j'ai montré les affinités des Euthyneures archaïques (Bulléens Actæonides) pour les Rhipidoglosses enroulés [1].

Précédemment étaient restées longtemps indécises les relations des Euthyneures avec les Pyramidellidæ (*Odostomia*, etc.), sans être jamais éclaircies. Ces relations ont été défendues surtout par Mörch [2], d'après lequel les Pyramidellidæ sont *probablement* hermaphrodites et rangés dans les Tectibranches, au voisinage d'*Actæon;* tandis que pour Fischer, ces Pyramidellidæ ont *probablement* les sexes séparés [3].

La question demeurait non résolue, faute d'observation directe. Ayant eu l'opportunité d'étudier vivantes, à Wimereux, trois espèces d'*Odostomia* (*O. plicata, O. rissoides, O. spiralis*), j'ai pu constater que ce genre est hermaphrodite, comme les Tectibranches (fig. 204, II). Mais c'est là le seul caractère qu'il ait en commun avec ce dernier groupe; pour le reste, il présente les ganglions cérébraux accolés et les pédieux également, contrairement aux Bulléens; le collier œsophagien non placé en avant des glandes salivaires (contrairement aux Bulléens [4]); les otocystes à otolithe unique,

1 Thiele (*Zur Phylogenie der Gastropoden*, loc. cit., p. 229) a fait remarquer que les Trochoïdes et les Tectibranches Actæonidæ n'ont ni le même osphradium ni la même branchie. — Pour ce qui est de l'osphradium, on peut voir (fig. 149) que chez *Trochus* il est circulaire comme celui des Bulléens. Quant à la branchie, elle est évidemment plissée chez *Actæon* et bipectinée dans *Trochus;* mais il existe des intermédiaires entre ces deux sortes d'organes, et il y a des Tectibranches qui ont une branchie plus bipectinée que plissée (Pleurobranches).

2 Mörch, *On the systematic value of the organs employed in the classification of Molluscs* (Ann. Mag. Nat. Hist., sér. 3, vol. XVI, p. 11). — Plus récemment, Koken (*Entwickelung der Gastropoden vom Cambrium bis zum Trias* [Neues Jahrb. für Min., etc., 1889, p. 440]) voit dans les Pyramidellidæ, les Tectibranches et quelques groupes de Pectinibranches, des dérivés d'une seule et même souche : les Loxonematidæ, considérés comme tout à fait voisins des Pyramidellidæ par la plupart des paléontologistes.

3 Fischer, *Manuel de Conchyliologie*, p. 780.

4 Pelseneer, *Recherches sur divers Opisthobranches* (Mém. cour. Acad. Belg., t. LIII, fig. 7, III, VI).

Digitized by Google

contrairement aux Bulléens, qui les ont multiples [1]. Ces caractères sont ceux de Streptoneures Pectinibranches, parmi lesquels on sait qu'il y a encore quelques autres genres hermaphrodites isolés.

Les Pyramidellidæ ne sont donc pas la souche des Euthyneures. Et les Rhipidoglosses Trochoïdes restent les formes les plus voisines des Tectibranches archaïques.

III° Affinités des Scaphopodes.

En 1891, en étudiant *Dentalium* comparativement aux Lamellibranches et aux Gastropodes, j'avais indiqué que les affinités des Scaphopodes sont plus pour les Gastropodes que pour les Lamellibranches [2]. L'an suivant, Plate, qui publia un travail étendu sur l'organisation des Scaphopodes, confirma pleinement ce résultat [3].

Plate et moi avons indiqué la souche des Scaphopodes dans la forme que j'ai désignée sous le nom de Prorhipidoglosse et qui est en même temps racine des groupes de Gastropodes et de Lamellibranches les plus archaïques (tout en étant plus spécialisée que les Amphineures dont elle dérive).

Ces relations phylogénétiques étaient établies sur des faits importants et probants, au point que Grobben, qui précédemment considérait les Scaphopodes comme des Mollusques tout à fait primitifs, et souche des Céphalopodes, adopta l'interprétation que Plate et moi avions fait connaître [4].

Néanmoins, pour Haeckel [5], les différentes classes de Mollusques sont

1 J'ajouterai que je n'ai pas trouvé de branchie dans les espèces examinées, bien que les formes les plus voisines (Eulimidæ, à sexes séparés) soient branchiées. — Contrairement à ce qu'a constaté Clark (*British marine testaceous Mollusca*, p. 404), ces animaux se conservent facilement vivants pendant bien des jours ; mais je n'ai pu réussir à en obtenir des pontes.

2 Pelseneer, *Contribution à l'étude des Lamellibranches* (Arch. de Biol., t. XI, p. 280).

3 Plate, *Ueber den Bau- und die Verwandtschaftsbeziehungen der Solenoconchen*, loc. cit., p. 374.

4 Grobben, *Zur Kenntniss der Morphologie, der Verwandtschaftsverhältnisse und des Systems der Mollusken* (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, Math. Natur. Cl., Bd CIII, p. 86).

5 Haeckel, *Systematische Phylogenie* (cité d'après le Zool. Jahresber. pour 1896). — Thiele en 1890 (*Ueber Sinnesorgane der Seitenlinie und das Nervensystem der Mollusken* [Zeitschr. f. Wiss. Zool., Bd XLIX, p. 414]) disait aussi qu'on « peut seulement faire dériver les Scaphopodes des Amphineures ».

Digitized by Google

sans relations entre elles et dérivent toutes des Amphineures. De sorte que, malgré que Plate ait déjà bien montré les relations des Scaphopodes et des Gastropodes Rhipidoglosses [1], j'appuierai encore cette manière de voir en indiquant quelques points nouveaux :

a) La commissure labiale des Dentales est pareille à celle des Rhipidoglosses; elle a la même origine, et la commissure stomato-gastrique y a le même point de départ (fig. 202);

b) Les lobes tentaculifères correspondent aux palmettes des Rhipidoglosses; ils ont la même situation au dos de la tête, vers la ligne médiane, sur les ganglions cérébraux; dans divers Rhipidoglosses, ces palmettes (ou lobes frontaux) sont non seulement pectinées (fig. 142, IX : *T. magus*), mais subdivisées (*Phasianella*) et même ramifiées (*Gena*);

c) La radule de *Dentalium* est une *radule de Rhipidoglosse sans dent marginale* (et non de Tænioglosse); elle est formée d'une dent centrale, puis d'une dent très semblable aux latérales des Néritacés ou à la première paire centrale de *Haliotis;*

d) Le conduit génital, asymétrique, débouche dans le rein droit (fig. 190).

IV° Affinités des Amphineures.

1. Relations des Amphineures entre eux. — 1° Affinités des Aplacophora et des Placophora. — Pour Thiele [2], les Solenogastres ou Aplacophores ne sont pas des Mollusques, tandis que les Placophores en sont. D'autre part, Pruvot, sans se prononcer au sujet des affinités des Aplacophores, les suppose « multiples [3] ».

Or, il est impossible de contester l'identité presque absolue qui existe entre les Placophores et les Aplacophores, dans :

a) Le système nerveux, à quatre cordons longitudinaux, avec anastomoses, commissure labiale et commissure supra-rectale;

1 Plate, *loc. cit.*, p. 361.

2 Thiele, *Ueber die Verwandtschaftsbeziehungen der Amphineuren* (Biol. Centralbl., Bd XV [1895], p. 667).

3 Pruvot, *Recherches anatomiques et morphologiques sur quelques Néoméniens des côtes de France* (Arch. Zool. Expér., sér. 2, t. IX, p. 713).

Digitized by Google

b) Le péricarde en arrière des glandes génitales, avec un cœur attaché à sa paroi dorsale et ne justifiant pas les doutes exprimés à son sujet par Pruvot [1].

Ces caractères primordiaux suffisent pour montrer que les Placophores sont plus voisins des Aplacophores que d'aucun autre groupe de Mollusques; si donc on les place parmi ces derniers (et on ne peut faire autrement), il faut y placer aussi les Aplacophores. L'étranglement que présentent ceux-ci entre les glandes génitales et le péricarde se retrouve aussi chez les Céphalopodes (fig. 126, *b, d*).

Pour ce qui est des relations réciproques des deux groupes d'Amphineures, j'ai suggéré autrefois que les Aplacophores sont plus spécialisés que les Placophores, et qu'ils représentent des formes dégénérées de ces derniers [2]. J'ai eu la satisfaction de convaincre de ce fait, non seulement Hatschek, Haller [3], Grobben [4] et Verrill [5], mais encore Wiren [6], qui a fait une étude approfondie des deux sections d'Aplacophores (Chætodermiens et Néoméniens).

2° Placophores les plus archaïques. — Parmi les Chitonides que j'ai étudiés, les formes les plus archaïques paraissent être dans les Métamacrobranches (abanales dans le sens strict) et particulièrement les *Borcochiton*, par l'ensemble des caractères suivants :

a) Une seule paire de communications ventriculo-auriculaires (fig. 45, 60, 61);

b) Reins à deux branches séparées jusque très en avant du corps (même

[1] Pruvot, *loc. cit.*, pp. 755-756. — Le système circulatoire des Aplacophores est moins aberrant, à coup sûr, que celui du Dentale.

[2] Pelseneer, *Sur le Pied de Chitonellus et des Aplacophores* (Bull. Scientif. France et Belgique, 1891). — J'ai indiqué *Chitonellus* comme exemple montrant par quelle manière s'est faite la rudimentation du pied, puis l'extension du manteau et la réduction de la coquille.

[3] Haller, *Beiträge zur Kenntniss der Placophoren*, loc. cit., p. 32.

[4] Grobben, *Zur Kenntniss der Morphologie, etc.*, loc. cit., p. 61.

[5] Verrill, *The Molluscan Archetype considered as Veliger like form*, etc. (Am. Journ. Sc., sér, 4, t. II, p. 94).

[6] Wiren, *Studien über die Solenogastren*, II, loc. cit., p. 86.

Digitized by Google

dans les espèces mérobranches : *B. ruber*) (fig. 71), et sans branche médiane pédieuse accessoire, contrairement à ce qui s'observe dans des formes adanales et dans les *Acanthochiton*, etc. ;

c) Mérobranchialisme commun à beaucoup d'espèces (fig. 4);

d) Parité des artères génitales (impaires dans les *Acanthochiton*);

e) Absence de follicules ovulaires (fig. 83, 84);

f) Absence d'yeux dorsaux;

g) Absence d'incubation et de viviparité.

La glande génitale des *Boreochiton* est unique, comme celle de tous les Placophores, sauf *Nuttalochiton Hyadesi* [1], où elle est encore paire, ce qui est évidemment un caractère primitif maintenu; mais la forme qui le présente montre aussi déjà deux paires de communications ventriculo-auriculaires, l'union des deux conduits hépatiques, la complication des conduits génitaux et la perte des acini du rein, ce qui prouve bien que ce n'est pas là qu'il faut chercher la forme la moins spécialisée de Chitonide.

2. **Affinités des Placophores et des Aspidobranches.** — Ils présentent en commun l'ensemble des caractères suivants (qu'ils n'ont en partage avec aucun autre groupe de Mollusques) :

Cordons pédieux dans la musculature du pied (Docoglosses et Rhipidoglosses non déroulés), à anastomoses multiples; anastomoses palléo-pédieuses (Patelliens); anneau nerveux circumpalléal correspondant à la commissure supra-rectale des Amphineures; glandes pédieuses antérieures folliculaires (*Patella* et *Chiton*); reins acineux étendus entre les viscères (rein droit des Rhipidoglosses).

3. **Archaïcité des Amphineures.** — En résumé, les Placophores sont des Mollusques, dont ils possèdent la radule, le péricarde, les néphridies, les cténidies et le système nerveux à cordons pédieux et palléaux, à commissure labiale (Céphalopodes, Dentale, Aspidobranches et *Leda*) avec les mêmes relations de la commissure stomato-gastrique (Aspidobranches, *Dentalium*, Céphalopodes) et de l'organe subradulaire (*Dentalium* et

[1] Plate, *Sitzungsber. Akad. Wiss. Berlin*, 1898, XIV, p. 214.

Digitized by Google

Céphalopodes) et avec commissure buccale supérieure (Céphalopodes dibranches). Quant aux Aplacophores, leurs affinités pour les Placophores, rappelées plus haut, montrent qu'eux aussi sont des Mollusques.

Enfin, les Amphineures (et les *Polyplacophora* plus particulièrement) sont les Mollusques les plus primitifs [1], malgré les doutes de Fischer et Bouvier [2] et de Verrill. Ce dernier auteur les considère comme très spécialisés par leur anus terminal [3] et seulement comme une branche ancienne de la souche des Gastropodes. Les Mollusques primitifs pour lui sont des organismes nageurs, donc à face pédieuse courte et à extrémités du tube digestif rapprochées. Telle est aussi l'opinion de Götte, dans une théorie plus explicite [4] où il expose que la torsion ventrale des Mollusques est le résultat de l'adaptation des formes primitives à la natation.

Cette manière de voir de Götte et de Verrill me paraît réfutée par la simple objection suivante. Si les Mollusques primitifs avaient le pied raccourci, ils posséderaient sûrement des ganglions pédieux concentrés. Or, dans les formes actuelles, les ganglions pédieux concentrés s'observent chez les groupes spécialisés, tandis que ceux dont l'anatomie comparée révèle l'organisation primitive, ont les ganglions pédieux en cordons allongés (Amphineures et Aspidobranches).

Les Amphineures constituent bien, à l'époque actuelle, les formes les plus archaïques de Mollusques.

Ils sont les seuls de l'organisation desquels celle des quatre autres classes a pu se constituer, alors que la leur ne peut dériver elle-même de celle d'aucune de ces classes; ils sont les seuls où elle présente l'ensemble le plus complet de caractères archaïques (et s'ils n'ont pas conservé absolu-

[1] Il n'est guère nécessaire de réfuter l'opinion de Vogt, que les Céphalopodes « sont la souche des autres Mollusques » (*Quelques hérésies darwinistes* [Rev. Scientif., 1886, second semestre, p. 487]).

[2] Bouvier et Fischer, *Recherches et considérations sur l'asymétrie des Mollusques*, loc. cit., p. 201 : « Nous croyons qu'il est inutile de chercher dans les Chitons ou Amphineures, la » forme ancestrale du groupe. »

[3] Verrill, *The molluscan Archetype*, loc. cit., p. 94.

[4] Götte, *Bemerkungen zur Entwicklungsgeschichte der Mollusken* (Verhandl. d. deutsch. Zool. Gesellsch., 1896, p. 162).

Digitized by Google

ment *tous* ces caractères, cela tient à ce qu'il ne se maintient pas de forme primitive absolument *pure*); enfin, ils sont les Mollusques qui montrent le plus de ressemblances d'organisation avec des animaux d'un autre embranchement, comme on va le voir.

II. — AFFINITÉS DES MOLLUSQUES ARCHAÏQUES ET DES ANNÉLIDES POLYCHÈTES ERRANTES, ET ORIGINE DES MOLLUSQUES.

Les zoologistes qui se sont préoccupés des affinités des Mollusques et de leur origine génétique se sont presque tous prononcés pour les relations avec les Turbellariés [1].

Thiele est d'avis que les Mollusques ont leur origine dans les Polyclades et que les Mollusques et Annélides proviennent de Polyclades à ventouses [3]. Lang exprime aussi l'opinion que les Mollusques dérivent des Turbellariés [4].

Haeckel s'est prononcé contre l'origine des Mollusques dans des animaux segmentés, leur souche étant pour lui aussi dans les Turbellariés [5].

D'après Garstang, une même souche aurait donné d'une part les Polyclades, et, d'autre part, les Annélides et les Mollusques [6].

D'un autre côté, plusieurs auteurs ont réuni ensemble les Annélides, les Mollusques et quelques autres groupes encore (Giard : *Gymnotoca*, Hatschek : *Trochozoa*, Salensky, Brooks, Roule, etc.).

J'ai déjà précédemment combattu l'hypothèse des affinités des Mollusques

[1] Girard (*Researches upon Nemerteans and Planarians*. I, *Embryonic development of Planocera elliptica*, 1854, p. 25) a déjà, d'après les ressemblances extérieures des larves de Turbellariés et de Mollusques, suggéré l'idée d'affinités entre les Planariens et les Gastropodes, et exprimé l'opinion que les *Planariens* sont des Mollusques.

[2] Thiele, *Die Stammesverwandtschaft der Mollusken* (Jenaische Zeitschr., Bd XXV [1890], pp. 507-508).

[3] Thiele, *loc. cit.*, p. 529.

[4] Lang, *Lehrbuch der Vergleichenden Anatomie*, p. 856.

[5] Haeckel, *Systematische Phylogenie*, 1896.

[6] Garstang, *The morphology of the Mollusca* (Science Progress, vol. V, March 1896, p. 44).

Digitized by Google

pour les Turbellariés [1], en me basant sur l'absence d'anus, l'hermaphroditisme (tous les Mollusques les plus primitifs sont dioïques) et la conformation du système nerveux des Turbellariés, qui sont beaucoup trop spécialisés dans leur sens pour avoir donné naissance aux Mollusques. Dans le même travail (auquel je renvoie pour les arguments [2]), j'ai appuyé la manière de voir, que les Mollusques et les Annélides sont des groupes voisins, et que parmi ces derniers, les formes les moins éloignées des Mollusques sont les Polychètes errants.

Wiren, qui a étudié spécialement l'organisation des Aplacophores (dont il a établi la nature molluscienne), a aussi attiré l'attention sur les affinités annélidiennes des Mollusques [3], d'après la conformation des organes génitaux et de leurs conduits.

Embryologiquement, les arguments anciens de Bobretzky contre les affinités des Mollusques et des Annélides (d'après l'origine du système nerveux [4]) ont déjà été réfutés depuis longtemps, par Giard [5] et d'autres.

Dans un travail récent sur le développement du Gastropode *Crepidula* [6], Conklin a démontré les ressemblances nombreuses, étroites et précises des premiers stades du développement, entre les deux groupes, et affirme que les ressemblances des stades prélarvaires reposent sur les mêmes bases que celles des adultes. Il fait remarquer avec raison [7] que si l'on veut expliquer toutes les ressemblances embryonnaires par des causes purement extrinsèques, il faut faire de même chez les adultes : dès lors la morphologie de ces derniers et la phylogénie deviendraient illusoires. D'après Conklin,

1 Pelseneer, *La Classification générale des Mollusques* (Bull. Scientif. France et Belgique, t. XXIV [1892], p. 368).

2 Pelseneer, *loc. cit.*, pp. 369-370.

3 Wiren, *Studien über die Solenogastren*, II, loc, cit., p. 93.

4 Bobretzky, *Arch. f. Micr. Anat.*, Bd XIII, p. 163.

5 Giard, *Association française pour l'avancement des sciences*, compte rendu de la session de 1877, p. 190.

6 Conklin, *The Embryology of Crepidula* (Journ. of Morphol., vol. XIII, 1897, pp. 193 à 201).

7 Conklin, *loc. cit.*, p. 195.

Digitized by Google

ces ressemblances ont pour cause l'origine génétique commune des deux groupes [1].

De même, les ressemblances entre les adultes ne sont pas dues à des convergences, puisqu'elles portent sur des organes où le régime n'a pas une influence primordiale. En effet, ils sont sensiblement les mêmes dans des Mollusques nectoniques carnassiers comme les Céphalopodes, des Mollusques benthaux rampeurs herbivores comme les Chitonides et les Aspidobranches, ou fouisseurs comme *Dentalium*.

Après les ressemblances déjà indiquées, tirées de la larve, de la conformation des yeux et les organes gustatifs, des spicules et des organes génitaux, j'insisterai davantage sur deux points où les ressemblances sont peut-être plus frappantes encore :

1° Les Polychètes errants Euniciens possèdent un pharynx musculeux (fig. 207, III), évagination cæcale, sous l'œsophage, renfermant des pièces chitineuses denticulées. L'ensemble de ces organes rappelle très exactement par sa situation, ses rapports réciproques et sa structure, le bulbe buccal, le cæcum radulaire et les dents de la radule des Mollusques; chez *Stauro-cephalus*, la ressemblance des pièces chitineuses avec les dents radulaires est particulièrement suggestive.

2° La partie antérieure du système nerveux montre non moins d'analogies dans les Euniciens [2], où un nerf « labial « naît de la partie postérieure et ventrale de chaque ganglion cérébral, contourne le pharynx dans sa partie antérieure en se dirigeant d'abord en arrière, puis ventralement, sans que j'aie pu constater toutefois qu'il s'unisse par dessous à son symétrique, en formant un anneau péripharyngien complet (fig. 207, v).

Puis, du coude postérieur de chacun de ces nerfs sort un tronc dorsal qui se commissure avec son homonome au dos du pharynx (fig. 207, XII),

[1] CONKLIN, *loc. cit.*, p. 201 : « The similarity of the prælarval stages of Annelids and » Molluscs may be held to be due to the similarity of their larvæ... produced *before the* » *genetic separation* of those groups. »

[2] DE QUATREFAGES, *Mémoire sur le système nerveux des Annélides proprement dites* (ANN. D. SC. NAT. ZOOL., sér. 3, t. XIV, p. 361). — PRUVOT, *Recherches anatomiques et morphologiques sur le système nerveux des Annélides Polychètes* (ARCH. DE ZOOL. EXPÉR., sér. 2, t. III, p. 69).

Digitized by Google

sans toujours y former un ganglion [1], et s'incurvant alors vers la face inférieure de l'œsophage, tout à l'origine de celui-ci : là les deux nerfs s'unissent de nouveau, en formant une masse ganglionnaire, dans l'angle laissé entre l'œsophage et le pharynx (fig. 207, XIII).

L'ensemble de ces parties correspond au système labial et stomato-gastrique des Mollusques. Les nerfs labiaux ne sont pas unis sous le pharynx dans les Euniciens; mais on sait que dans beaucoup de Gastropodes cette commissure n'existe pas non plus. Ces nerfs labiaux donnent naissance à la commissure stomato-gastrique, comme dans les Mollusques, après avoir formé une commissure buccale supérieure, comme chez *Chiton* et les Céphalopodes dibranches. De sorte que, la commissure ventrale des troncs labiaux mise à part, on trouve chez les Euniciens entièrement la disposition observée dans *Chiton* (fig. 203 et 207).

Il n'y a donc pas, dans ce système nerveux « viscéral » des Euniciens, un « caractère spécial qui ne se rencontre dans aucun autre groupe zoologique », comme le croyait autrefois de Quatrefages [2]; mais sa « spécialité » même prouve que les deux groupes qui le possèdent sont incontestablement parents. Un des résultats principaux du présent travail a été de montrer l'uniformité de constitution des Mollusques à cet égard, en retrouvant dans leurs cinq classes tout ou partie de ce système labio-stomato-gastrique, et d'en faire voir l'identité presque parfaite dans les Amphineures Polyplacophores et les Polychètes Euniciens.

Cette double ressemblance morphologique, ajoutée aux divers autres faits précédemment rappelés, implique entre les deux groupes des affinités difficilement niables.

La séparation de ces deux groupes est certainement ancienne, et les ressemblances qui existent entre eux ne pouvaient donc se trouver que dans des formes phylogénétiquement anciennes. Or, les Mollusques étudiés ici appartiennent aux familles les plus archaïques des cinq classes. Et, parmi les Annélides, dont la phylogénie n'est pas encore aussi clairement établie que pour les Mollusques, les Euniciens paraissent être aussi des plus

1 PRUVOT, *loc. cit.*, p. 74.
2 DE QUATREFAGES, *loc. cit.*, p. 387.

Digitized by Google

archaïques, par différents caractères d'organisation : les Polychètes errants carnassiers sont archaïques par la conformation de leurs parapodes [1]; les Euniciens ont les yeux ouverts, à cellules rétiniennes encore toutes homotypes [2]; paléontologiquement, des restes de mâchoires d'Euniciens se retrouvent dans des terrains primaires très anciens.

Quant à la filiation des deux groupes, il ne peut être question de faire dériver les Annélides des Mollusques, beaucoup plus spécialisés; la dérivation a dû se faire en sens inverse.

L'origine des Mollusques dans des animaux segmentés n'est pas inconciliable avec le fait que les premiers ne paraissent pas segmentés eux-mêmes. L'hypothèse de Sedgwick montre que, au delà des Cœlentérés, tous les Métazoaires sont ou ont été segmentés, et la segmentation peut se perdre en totalité ou partiellement. Contrairement à ce que démontre l'embryologie, d'après Salensky [3], l'anatomie comparée montre chez les Mollusques les restes de deux segments postoraux au moins, puisque les Polyplacophores et les Céphalopodes ont deux paires de néphridies encore.

III. — RÉSUMÉ.

1. Les Docoglosses et les Rhipidoglosses sont étroitement unis en un groupe (Aspidobranches ou « Diotocardes »), opposé aux autres Streptoneures (Pectinibranches). Le déroulement est une spécialisation. Entre les Docoglosses et les Rhipidoglosses déroulés, les premiers sont moins spécialisés.

2. Les Pyramidellidæ (*Odostomia*) sont hermaphrodites. Néanmoins, ils n'ont aucune relation avec les Tectibranches : tous leurs caractères sont ceux des Streptoneures Pectinibranches. Ils ne sont donc pas la souche des Opisthobranches.

[1] Racovitza, *Le lobe céphalique de Polychètes* (Arch. de Zool. Expér., sér. 3, t. IV, p. 176).

[2] Schreiner, *Histologische Studien über die Augen der freilebenden marinen Borstenwürmer* (Bergens Museums Aarbog, 1897, p. 24).

[3] Salensky, *Études sur le développement du Vermet* (Arch. de Biol., t. VI, p. 754.)

Digitized by Google

3. Les Scaphopodes ont beaucoup d'affinités pour les Gastropodes archaïques (Aspidobranches) et pour les Lamellibranches archaïques (Protobranches). Toutefois, ils en ont plus particulièrement pour les Gastropodes, malgré l'asymétrie plus grande de ces derniers.

4. Les Polyplacophores et les Aplacophores (ou Solenogastres) sont proches parents. Ils ne sont pas des Gastropodes, mais appartiennent tous deux au groupe des Mollusques, dans lequel ils forment la classe des Amphineures. Les Polyplacophores sont les moins spécialisés de ces derniers; ils sont en même temps les plus archaïques des Mollusques; ils ont des affinités particulièrement pour les Aspidobranches.

5. Les affinités des Mollusques archaïques sont pour les Polychètes errants. Les ressemblances sont plus particulièrement sensibles entre les Chitonides et les Euniciens. Ces derniers sont plus rapprochés de la souche commune des Mollusques et des Annélides.

Digitized by Google

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE I.

Chitonidæ vus ventralement.

Fig. 1. — *Boreochiton marginatus*, × 4.

Fig. 2. — *Chiton olivaceus*, × 3.

Fig. 3. — *Ischnochiton longicymba*, × 2.

Fig. 4. — *Boreochiton marmoreus*, × 5.

Fig. 5. — *Lophyrus albus*, × 6.

Fig. 6. — *Acanthochiton discrepans*, × 3.

Fig. 7. — *Lepidopleurus cajetanus*, × 3.

Fig. 8. — *Callochiton lævis*, × 5.

Fig. 9. — *Lepidopleurus arcticus*, × 6.

Dans toutes les figures : I, manteau; II, bouche; III, pied; IV, branchies; V, anus; VI, papille.

PLANCHE II.

Fig. 10 à 16. — Chitonidæ vus ventralement; dans ces figures, I à V ont la même signification que dans la planche précédente.

Fig. 10. — *Mopalia Wossnessenskii*, × 2.

Fig. 11. — *Lepidopleurus benthus*, × 8. VI, papilles.

Fig. 12. — *Acanthopleura sp.*, à 74 branchies, grandeur nature.

Fig. 13. — *Ischnochiton pectinatus*, × 2 1/2.

Fig. 14. — *Chiton squamosus*, × 1 1/2. VI, empreinte des valves.

Fig. 15. — *Schizochiton incisus*, × 2 1/2. VI, fente postérieure du manteau.

Fig. 16. — *Acanthopleura incana*, × 2 1/2. VI, orifice rénal; VII, orifice génital.

Digitized by Google

Fig. 17. — *Boreochiton marginatus*, vue ventrale de la partie antérieure du côté gauche, × 3. I à III, comme dans les figures précédentes ; IV, 9e branchie, anormale.

Fig. 18. — *Boreochiton marginatus*, 9e branchie anormale, vue extérieurement, × 12. I, portion supplémentaire ; II, portion normale.

Fig. 19. — *Ischnochiton*, *sp.*, vue latérale du côté droit, partie postérieure, × 2 1/2. I, manteau relevé ; II, pied ; III, branchies ; IV, anus ; V, papille.

Fig. 20. — *Ischnochiton*, *sp.*, première branchie postrénale de droite, vue extérieurement, × 8. I, branchie postrénale trifurquée ; II, branchie prérénale.

Fig. 21. — *Plaxiphora cælata*, vue latérale du côté droit, partie antérieure, × 5. I manteau ; II, pied ; III, 9e branchie trifurquée.

PLANCHE III.

Fig. 22. — *Boreochiton marginatus*, coupe sagittale médiane du bord antérieur du pied, × 175. I, follicule de la glande pédieuse ; II, face ventrale du pied ; III, follicule ; IV, face antérieure du pied.

Fig. 23. — *Boreochiton marginatus*, vue dorsale d'une femelle, après enlèvement de la coquille, × 5. I. intersegmentum ; II, ovaire ; III, oviducte ; IV, ventricule du cœur ; V, muscle droit dorsal ; VI, muscle dorsal oblique de la coquille ; VII, rétracteur de la radule.

Fig. 24. — *Boreochiton marginatus*, coupe transversale de la gouttière palléale gauche, dans la région antérieure (en avant des branchies), × 50. I, rein ; II, nerf allant à l'épithélium ; III, cordon nerveux palléal ; IV, pied.

Fig. 25. — *Acanthochiton discrepans*, système nerveux central vu dorsalement, × 7. I, commissure buccale supérieure ; II, ganglion buccal supérieur ; III, commissure stomato-gastrique ; IV, commissure labiale ; V, ganglions subradulaires et leur commissure ; VI, première commissure pédieuse ; VII, cordon pédieux ; VIII, commissure palléale supra-rectale ; IX, cordon palléal ; X, anastomose pédieuse ; XI, ganglion stomato-gastrique et nerfs radulaires ; XII, nerfs œsophagiens ; XIII, commissure cérébrale.

Fig. 26 à 28. — Trois coupes sagittales latérales de la partie postérieure du corps de *Boreochiton marginatus*, × 35. I, muscle traversant le cordon pédieux ; II, nerf palléal ; II', oreillette ; III, manteau ; IV, pied ; V, cordon pédieux.

Fig. 29. — *Boreochiton marginatus*, coupe sagittale de la région sensorielle du manteau, en dedans de la papille postbranchiale, × 250. I, nerf de l'organe sensoriel ; II, organe sensoriel ; III, cordon palléal.

Fig. 30. — *Chiton olivaceus*, coupe transversale de la papille postbranchiale, × 68. I, manteau ; II, face interne de la papille ; III, ramifications du cordon palléal ; IV, face externe de la papille, avec cuticule et spicules ; V, cordon palléal.

Digitized by Google

PLANCHE IV.

Fig. 31. — ***Boreochiton marginatus***, coupe sagittale médiane de la partie antérieure, × 35. I, commissure stomato-gastrique; II, cæcum radulaire; III, œsophage; IV, rétracteur de la radule; V, estomac; V', région glandulaire, en arrière de l'organe subradulaire; VI, commissures pédieuses; VII, glande pédieuse; VIII, commissure subradulaire; IX, commissure labiale; X, organe subradulaire, XI, bouche; XII, commissure cérébrale; XIII, bord antérieur du manteau; XIV, commissure buccale antérieure dorsale; XV, radule.

Fig. 32. — ***Boreochiton marginatus***, femelle, coupe sagittale médiane, partie postérieure, × 21. I, aorte; II, péricarde; III, ventricule; IV, partie postérieure commune des oreillettes; V, commissure supra-rectale des cordons palléaux; VI, bord du manteau; VII, anus; VIII, pied; IX, ovaire; X, anastomose des cordons pédieux; XI, foie; XII, intestin; XIII, oviducte; XIV, valvule aortique.

Fig. 33. — ***Boreochiton marginatus***, mâle, coupe transversale, par la dernière paire de branchies, × 21. I, ventricule; II, péricarde; III, oreillette; IV, rein; V, cordon palléal; VI, manteau; VII, vaisseau branchial afférent; VIII, foie; IX, cordon pédieux; X, testicule; XI, rectum; XII, branchie; XIII, cuticule et spicules du bord du manteau; XIV, vaisseau branchial efférent.

Fig. 34. — ***Boreochiton marginatus***, mâle, coupe transversale, en arrière de la précédente, × 21. I, péricarde; II, ventricule; III, oreillette; IV, manteau; V, testicule; VI, cordon pédieux; VII, rectum; VIII, rein; IX, cordon palléal.

Fig. 35. — Croquis de *Agaue chitonis*, acarien commensal du sillon branchial de ***Acanthochiton porosus***, × 25.

Fig. 36. — ***Acanthochiton porosus***, partie postérieure, vue du côté gauche, le manteau relevé, × 3. I, *Agaue chitonis*, ***in situ***; II, manteau; III, orifice rénal; IV, pied; V, orifice génital; VI, branchies.

Fig. 37. — ***Onitochiton undulatus***, partie postérieure, vue du côté gauche, × 2. I, orifice rénal; I', papille postbranchiale; II, anus; III, orifice génital; IV, pied; V, manteau; VI, branchies.

Fig. 38. — ***Chiton pellis-serpentis***, partie postérieure vue du côté gauche, × 2. I, branchie; II, manteau; III, orifice rénal; IV, pied; V, manteau; VI, orifice génital.

Fig. 39. — ***Boreochiton marginatus***, coupe transversale, postérieure à la coupe, fig. 34, × 21. I, péricarde; II, extrémité postérieure du ventricule; III, oreillettes; IV, cordon palléal; V, rectum; VI, pied; VII, organe sensoriel postbranchial; VIII, manteau (cuticule et spicules); IX, papille postbranchiale.

Fig. 40. — ***Boreochiton marginatus***, coupe transversale, passant en arrière de la précédente, × 21. I, commissure supra-rectale des cordons palléaux; II, péricarde; III, oreillettes; IV, rectum; V, pied; VI, papille postbranchiale; VII, manteau.

Digitized by Google

PLANCHE V.

Fig. 41. — *Plaxiphora cælata*, coupe transversale passant par l'orifice rénal extérieur (moitié gauche), × 14. I, péricarde; II, ventricule; III, oreillette; IV, conduit réno-péricardique; V, cordon nerveux palléal; VI, vaisseau branchial efférent; VII, manteau; VIII, branchie; IX, orifice rénal; X, vaisseau branchial afférent; XI, pied; XII, cordon pédieux; XIII, rein, branche antéro-postérieure; XIV, rein, branche postéro-antérieure.

Fig. 42. — *Plaxiphora cælata*, coupe transversale passant vers l'orifice génital (moitié gauche), × 14. I, ventricule; II, péricarde; III, cavité coquillière; IV, conduit génital; V, vaisseau branchial efférent; VI, manteau; VII, branchie; VIII, cordon palléal; VIII', vaisseau branchial afférent; IX, pied; X, rein, branche antéro-postérieure; XI, cordon pédieux; XII, rein, branche postéro-antérieure.

Fig. 43. — *Mopalia Wossnessenskii*, partie postérieure, vue du côté gauche, les deux derniers « segments » ouverts dorsalement, × 2. I, ventricule; II, péricarde; III, oreillette; IV, manteau; 5-8, 5e à 8e « segments ».

Fig. 44 à 53. Derniers « segments » postérieurs de divers Chitonidœ, vus dorsalement pour montrer la conformation du cœur :

Fig. 44. — *Mopalia Wossnessenskii*, × 2. I, communication ventriculo-auriculaire; II, ventricule; III, oreillette; IV et V, vaisseaux afférents à l'oreillette; VI, manteau.

Fig. 45. — *Boreochiton lineatus*, × 3. I, ventricule; II, vaisseau afférent antérieur de l'oreillette; III, oreillette; IV, communication ventriculo-auriculaire.

Fig. 46. — *Callochiton lævis*, × 4. I, vaisseau afférent à l'oreillette; II, communication ventriculo-auriculaire; III, ventricule; IV, oreillette.

Fig. 47. — *Chiton squamosus*, × 2. I, oreillette; II, ventricule; III, vaisseau afférent antérieur de l'oreillette; IV, V et VI, 1re, 2e et 3e communications ventriculo-auriculaires.

Fig. 48. — *Lorica volvox*, × 2. I, oreillette; II, ventricule; III, communication ventriculo-auriculaire antérieure; IV, vaisseau afférent de l'oreillette; V, communication ventriculo-auriculaire postérieure; VI, manteau; VII, vaisseaux afférents postérieurs de l'oreillette.

Fig. 49. — *Lepidopleurus arcticus*, × 9. I, ventricule; II, vaisseau afférent antérieur de l'oreillette; III, vaisseaux afférents postérieurs de l'oreillette; IV, oreillette; V, communication ventriculo-auriculaire.

Fig. 50. — *Onitochiton undulatus*, × 7. I, vaisseau afférent à l'oreillette; II, ventricule; III, communication ventriculo-auriculaire antérieure; IV, idem postérieure; V, oreillettes.

Digitized by Google

Fig. 51. — *Chiton pellis-serpentis*, × 4. I, communication ventriculo-auriculaire antérieure; II, ventricule; III, vaisseau afférent antérieur de l'oreillette; IV, V et VI, vaisseaux afférents postérieurs de l'oreillette; VII, communication ventriculo-auriculaire postérieure.

Fig 52 — *Cryptochiton Stelleri*, grandeur naturelle. I, communication ventriculo-auriculaire antérieure; II, ventricule; III, vaisseau afférent antérieur de l'oreillette; IV, vaisseau afférent postérieur de l'oreillette; V, communication ventriculo-auriculaire postérieure; VI, oreillette.

Fig. 53. — *Acantochiton discrepans*, × 2. I, II et III, comme dans la figure précédente; IV, oreillette; V, communication ventriculo-auriculaire postérieure.

PLANCHE VI.

Fig. 54 à 56. — Parties postérieures de divers Chitonidæ vus dorsalement (les chiffres arabes désignent les « segments »).

Fig. 54. — *Mopalia Wossnessenskii*, × 2. I, ventricule; II, oreillette; III, manteau; IV, 3e communication ventriculo-auriculaire gauche, asymétrique; V, 2e communication ventriculo-auriculaire; VI, 1re communication ventriculo-auriculaire; VII, vaisseau afférent de l'oreillette.

Fig. 55. — *Plaxiphora simplex*, × 2. I, ventricule; II, communication ventriculo-auriculaire antérieure; III, manteau; IV, communication ventriculo-auriculaire postérieure asymétrique de droite; VI, oreillette.

Fig. 56. — *Catharina tunicata*, × 2. I, communication ventriculo-auriculaire; II, ventricule; III, manteau; IV, vaisseau afférent antérieur de l'oreillette; V, oreillette.

Fig. 57. — *Chitonnellus larvæformis*, coupe transversale passant par les communications ventriculo-auriculaires antérieures, × 14. I, cavité coquillière; II, péricarde; III, ovaire; IV, rein (chambre urinaire); V, vaisseau branchial afférent; VI, ramifications du rein; VII, foie; VIII, pied; IX, cordon pédieux; X, rectum; XI, branchie; XII, cordon latéral; XIII, vaisseau branchial efférent; XIV, rein; XV, manteau; XVI, ventricule.

Fig. 58 à 61. — Cœur de divers Chitonidæ, vu dorsalement (les chiffres arabes désignent les segments).

Fig. 58. — *Acanthopleura granulata* × 2. I, oreillette; II, communication ventriculo-auriculaire postérieure gauche (plus en arrière que son homonome); III, communication ventriculo-auriculaire antérieure; IV, ventricule.

Fig. 59. — *Chiton olivaceus*, × 4. I, vaisseau afférent antérieur de l'oreillette; II, oreillette; III, ventricule; IV, communication ventriculo-auriculaire postérieure; V, communication ventriculo-auriculaire antérieure.

Fig. 60. — *Boreochiton marginatus*, × 7. I, branchie postérieure; II, oreillette; III, ventricule; IV, vaisseau afférent antérieur de l'oreillette; V, communication ventriculo-auriculaire.

Digitized by Google

Fig. 61. — *Boreochiton marmoreus*, × 4. I, élargissement antérieur du ventricule; II, portion postérieure du ventricule; III, oreillette; IV, communication ventriculo-auriculaire ; V, vaisseau afférent antérieur de l'oreillette.

Fig. 62. — *Boreochiton marginatus*, femelle, coupe sagittale passant par l'orifice rénal, × 35. I, chambre urinaire ; II, intersegmentum 6-7 ; III, oviducte ; IV, entonnoir réno-péricardique ; V, oreillette ; VI, rein ; VII, intersegmentum 7-8 ; VIII, cordon latéral ; IX, manteau ; X, dernière branchie ; XI, orifice rénal ; XII, péricarde ; XIII, pied.

Fig. 63. — *Boreochiton marginatus*, femelle, coupe sagittale passant par l'orifice génital, × 35. I, ovaire; II, intersegmentum 6-7; III, oviducte; IV, cordon palléal ; V, oreillette ; VI, intersegmentum 7-8 ; VII, bord du manteau ; VIII, dernière branchie; IX, avant-dernière branchie; X, orifice génital; XI, antépénultième branchie ; XII, rein ; XIII, pied.

Fig. 64. — *Ischnochiton longicymba*, coupe transversale, × 21. I, cordon latéral; II, testicule; III, foie; IV, cordon pédieux; V, pied; V, branchie; VI, manteau; VII et VIII, vaisseau efférent et afférent de la branchie.

PLANCHE VII.

Fig. 65. — *Lepidopleurus cajetanus*, femelle, coupe sagittale passant par l'entonnoir réno-péricardique, × 14. I, ovaire ; II, origine de l'oviducte ; III, péricarde avec l'orifice réno-péricardique ; IV, oreillette; V, cordon latéral; VI, branchie ; VII, manteau; VIII, vaisseau efférent de la branchie; IX, conduit excréteur du rein; X, chambre urinaire; 6, 7, 8, « segments ».

Fig. 66. — *Lepidopleurus cajetanus*, femelle, coupe sagittale passant par l'orifice rénal extérieur, × 14. I, ovaire; II, oviducte; III, vaisseau branchial efférent; IV, 8e branchie; V, 9e branchie; VI, manteau; VII, orifice rénal; VIII, 7e branchie; IX, cordon latéral; X, rein.

Fig. 67. — *Chitonellus larvæformis*, coupe transversale passant par les communications ventriculo-auriculaires postérieures, × 14 (les contours extérieurs du manteau sont supprimés). I, rectum; II, ventricule; III, manteau; IV, foie; V, péricarde; VI, rein ; VII, cordon latéral ; VIII, vaisseau branchial efférent ; IX, ramifications rénales; X, branchie; XI, repli de l'épithélium du pied; XII, pied; XIII, cordons pédieux anastomosés; XIV, manteau; XV, vaisseau branchial efférent; XVI, conduit rénal; XVII, oreillette; XVIII, rein.

Fig. 68. — *Chætoderma nitidulum*, coupe longitudinale (horizontale) passant par l'orifice rénal droit, × 68. I, rétracteur de la branchie; II, rectum; III, cordon latéral; IV, orifice du rein droit; V, branchies; VI, chambre branchiale; VII, rein gauche; VIII, cordon latéral.

Digitized by Google

Fig. 69. — ***Lepidopleurus cajetanus***, femelle, coupe sagittale passant par l'ouverture de l'oviducte, × 14. I, 8e branchie; II, manteau; III, 7e branchie; IV, orifice génital; V, 6e branchie; VI, cordon latéral.

Fig. 70. — ***Boreochiton marginatus***, coupe sagittale passant par l'entonnoir réno-péricardique, × 50. I, péricarde; II, entonnoir cilié réno-péricardique; III, rein, branche antéro-postérieure; IV, conduit génital; V, rein, branche postéro-antérieure; VI, pied; VII, rein; VIII, organe sensoriel postbranchial; IX, manteau; X, cordon palléal; XI, oreillette.

PLANCHE VIII.

Fig. 71. — ***Boreochiton marginatus***, reins vus dorsalement, × 7. I, cordon pédieux; II, manteau; III, ramifications extérieures de la branche ventrale (ou antéro-postérieure) du rein; IV, orifice réno-péricardique; V, pointe postérieure de la chambre urinaire; VI, orifice rénal extérieur; VII, chambre urinaire; VIII, branche dorsale (ou postéro-antérieure) du rein; IX, branche ventrale du rein; X, ramifications intérieures de la branche ventrale du rein; XI, limite des ramifications extérieures de la branche ventrale du rein; XII, ramifications de la branche postéro-antérieure du rein; 1-8, « segments ».

Fig. 72. — ***Boreochiton marginatus***, coupe transversale passant par le 4e « segment », × 50 (moitié gauche). I, branche dorsale (postéro-antérieure) du rein, avec ses ramifications (extérieures seulement); II, ligne de démarcation des territoires des deux branches rénales; III, vaisseau branchial afférent; IV, cordon latéral; V, manteau; VI, vaisseau efférent de la branchie; VII, branchie; VIII, branchie ventrale (antéro-postérieure) du rein avec ses ramifications extérieures et intérieures; IX, pied; X, cordon pédieux; XI, tube digestif; XII, foie.

Fig. 73. — ***Acanthochiton discrepans***, mâle, coupe transversale du testicule, passant par l'origine des conduits génitaux, × 50. I, artère génitale; II, branche initiale du spermiducte; III, repli testiculaire; IV, branche inférieure du spermiducte; VI, aorte et ses ramifications génitales.

Fig. 74. — ***Catharina tunicata***, coupe transversale de l'orifice génital droit, × 14. I, cordon latéral; II vaisseau branchial afférent; III, orifice génital; IV, paroi du corps; V, 6e branchie (en comptant d'arrière en avant); VI, 5e branchie (id.); VII, vaisseau branchial efférent; VIII, manteau.

Fig. 75. — ***Plaxiphora cœlata***, coupe transversale de l'ovaire, × 35. I, extrémité antérieure du ventricule; II, péricarde; III, origine de l'oviducte gauche; IV, ovules, V, replis ovariens; VI, origine de l'oviducte droit.

Fig. 76. — ***Plaxiphora cœlata***, coupe d'ovules, × 175. I, noyau; II, corps chromatiques du vitellus.

Digitized by Google

Fig. 77. — *Boreochiton marmoreus*, coupe d'ovules, × 175. I et II, comme dans la figure précédente.

Fig. 78. — *Boreochiton ruber*, femelle, coupe transversale passant par les orifices génitaux, × 21. I, orifice génital gauche; II, cordon latéral; III, rein, branche ventrale; IV, cordon pédieux; V, rectum; VI, foie; VII, intestin; VIII, manteau; IX, vaisseau branchial efférent; X, vaisseau branchial afférent; XI, rein, branche dorsale; XII, péricarde; XIII, ventricule.

PLANCHE IX.

Fig. 79. — *Chitonellus larvæformis*, vu du côté gauche, partiellement ouvert en arrière, × 3. I, glande génitale; II, conduit génital; III, orifice génital; IV, ventricule du cœur avec ses deux communications auriculaires; V, anus; VI, orifice rénal; VII, branchies; VIII, pied; IX, manteau sectionné; 6, 7, 8, « segments » (place des valves coquillières).

Fig. 80. — *Boreochiton marginatus*, mâle, coupe sagittale passant par l'origine du conduit génital, vue du côté droit, × 21. I, conduit réno-péricardique; II, rectum; III, origine du conduit génital; IV, extrémité antérieure du pavillon cilié du conduit génital; V, artère génitale; VI, testicule; VII, anastomoses des cordons pédieux; VIII, intestin; IX, foie; X, ramifications du rein; XI, cordon pédieux (partie postérieure); XII, pied; XIII, conduit excréteur du rein; XIV, organe sensoriel; XV, manteau; XVI, cordon palléal; XVII, oreillette; XVIII, péricarde; XIX, ventricule; 5-8, « segments ».

Fig. 81. — *Boreochiton marginatus*, coupe sagittale de l'origine du conduit génital, vue du côté droit, × 170. I, intersegmentum 6-7; II, origine du conduit génital; III, branche ventrale du conduit génital; IV, portion glandulaire; V, péricarde; VI, ventricule.

Fig. 82. — *Chitonellus larvæformis*, coupe transversale passant près des orifices génitaux, × 14. I, ventricule; II, péricarde; III, conduit génital; IV, ovaire; V, oreillette; VI, intestin; VII, vaisseau branchial efférent; VIII, orifice génital; IX, branchie postérieure à l'orifice génital; X, manteau; XI, vaisseau branchial afférent; XII, ramifications du rein; XIII, foie; XIV, cordon pédieux; XV, pied; XVI, cordon latéral; XVII, conduit génital; XVIII, tube digestif.

Fig. 83. — *Boreochiton marginatus*, coupe de l'ovaire, × 175. I, ovules à demi développés; II, ovules jeunes, III, ovules à demi développés.

Fig. 84 — *Boreochiton marginatus*, coupe de l'ovaire, × 96. I, ovule à demi développé; II, ovule âgé.

Fig. 85. — *Chiton olivaceus*, ovules à demi développés, × 96.

Digitized by Google

Fig. 86. — *Boreochiton marginatus*, mâle, coupe transversale passant par l'orifice génital, × 14. I, portion terminale du spermiducte droit; II, aorte; III, oviducte; IV, rein, branche dorsale; V, portion terminale du spermiducte gauche; VI, vaisseau branchial efférent; VII, cordon pédieux; VIII, testicule; IX, rectum; X, rein, branche ventrale; XI, orifice génital, XII, branchie; XIII, spicules du bord du manteau; XIV, manteau; XV, vaisseau branchial efférent; XVI, cordon latéral.

PLANCHE X.

Fig. 87. — *Acmæa Gussoni*, vu ventralement, × 15, I, cavité branchiale; II, branchie, III, tentacule; IV, manteau; V, pied; VI, bouche.

Fig. 88. — *Acmæa virginea*, coupe transversale du rein droit, × 68, I, rectum; II, péricarde; III, cœur; IV, rein droit; V, cavité palléale; VI, orifice réno-péricardique.

Fig. 89. — *Acmæa virginea*, partie antérieure du corps, vue dorsalement, avec le système nerveux central *in situ*, × 15. I, nerf banchial; II, tentacule; III, ganglion cérébral; IV, branchle; V, ganglion pédieux; VI, ganglion pleural; VII, osphradium droit; VIII, manteau; IX, ganglion infra-intestinal; X, ganglion abdominal; XI, ganglion supra-intestinal; XII, cordon pédieux; XIII, muscle columellaire; XIV, osphradium gauche; XV, nerf palléal gauche.

Fig. 90. — *Acmæa virginea*, coupe transversale passant immédiatement en arrière de l'orifice du rein droit, × 21. I, rectum; II, cœur; III, péricarde; IV, osphradium gauche; V, manteau; VI, nerf circumpalléal; VII, nerf palléal gauche; VIII, masse viscérale; IX, branchie; X, cavité palléale; XI, rein droit; XII, glandes du bord du manteau; XIII, muscle columellaire.

Fig. 91. — *Acmæa virginea*, coupe transversale passant vers le bord antérieur de la branchie, × 21. I, branchie; II, nerf branchial dans la branchie; III, sinus branchial efférent; IV, nerf branchial au sortir de l'osphradium; V, muscle columellaire; VI, manteau; VII, paroi du corps.

Fig. 92. — *Patella vulgata*, coupe sagittale médiane, partie antérieure, × 21. I, tentacule du bord du manteau; II, nerf circumpalléal et ganglion tentaculaire; III, branchies palléales; IV, commissure cérébrale; V, manteau; VI, commissure stomato-gastrique; VII, œsophage; VIII, cavité palléale; IX, péricarde; X, cœur; XI, intestin; XII, rectum; XIII, rein droit; XIV, renflement œsophagien; XV, foie; XVI, intestin; XVII, aorte; XVIII, anastomose des cordons pédieux; XIX, radule; XX, nerf osphradial gauche; XXI, commissure viscérale (branche infra-intestinale); XXII, commissure pédieuse; XXIII, glandes pédieuses; XXIV, nerf pédieux antérieur; XXV, bouche; XXVI, commissure labiale; XXVII, mandibule.

Digitized by Google

Fig. 93. — *Patella vulgata*, coupe sagittale passant à gauche de l'anus (région dorsale antérieure), × 50. I, glande salivaire; II, conduit réno-péricardique gauche; III, conduit réno-péricardique droit; IV, manteau; V, ganglion stomato-gastrique; VI, œsophage; VII, cavité palléale; VIII, nerf du ganglion abdominal; IX, péricarde; X, bulbe aortique; XI, commissure viscérale (branche supra-intestinale); XII, aorte; XIII, branche infra-intestinale de la commissure viscérale; XIV, renflement plissé de l'œsophage; XV, foie; XVI, intestin; XVII, rein droit; XVIII, rectum; XIX, rein gauche.

Fig. 94. — *Patella vulgata*, coupe sagittale passant par l'anus, × 50 (région dorsale antérieure). I, cavité palléale; II, anus; III, manteau; IV, conduit réno-péricardique droit; V, œsophage; VI, masse buccale (cartilage); VII, muscles de la masse buccale; VIII, commissure viscérale (branche infra-intestinale); IX, renflement plissé de l'œsophage; X, ganglion abdominal; XI, glande salivaire; XII, foie; XIII, intestin; XIV, rein gauche; XV, rein droit.

Fig. 95. — *Patella vulgata*, coupe transversale du rectum et du rein gauche, × 96. I, rectum; II, rein gauche; III, conduit réno-péricadique; IV, cavité palléale; V, conduit réno-péricardique droit; VI, rein droit.

PLANCHE XI.

Fig. 96. — *Patella vulgata*, jeune, coupe transversale passant par la partie antérieure des cordons pédieux. × 96. I, rectum; II, intestin; III, manteau; IV, œsophage; V, cordon pédieux; VI, glande génitale; VII, cæcum radulaire; VIII, foie; IX, intestin; X, rein droit.

Fig. 97. — *Patella vulgata*, coupe transversale de l'orifice réno-péricardique droit, × 175. I, orifice réno-péricardique; II, plafond de la cavité palléale; III, épithélium rénal.

Fig. 98. — *Patella vulgata*, coupe transversale du rectum et des reins, × 50. I, rein gauche; II, rectum; III, cavité palléale; IV, orifice réno-péricardique; V, rein droit; VI, limite des territoires des deux reins.

Fig. 99. — *Helcion pellucidum*, coupe transversale de l'osphradium gauche, × 132. I, glande sanguine; II, épithélium osphradial, III, ganglion osphradial; IV, nerf.

Fig. 100. — *Helcion pellucidum*, coupe transversale passant par les orifices réno-péricardiques, × 28. I, ventricule; II, bulbe aortique; III, péricarde; IV, branchies palléales; V, masse viscérale; VI, rein gauche; VII, orifice réno-péricardique droit; VIII, nerf palléal gauche; IX, rein droit; X, rectum; XI, orifice réno-péricardique gauche; XII, cavité palléale.

Fig. 101. — *Lepeta cæca*, vu ventralement, × 10. I, bouche; II, tentacule; III, pied; IV, palpe labiale; V, cavité palléale; VI, manteau.

Digitized by Google

PLANCHE XII.

Fig. 102. — *Lepeta cæca*, coupe transversale passant vers le bord antérieur du pied, × 21. I, foie; II, testicule; III, rectum; IV, péricarde; V, manteau; VI, radule dans la cavité buccale; VII, partie inférieure de la cavité buccale; VIII, pied; IX, commissure labiale; X et XI, muscles et cartilages de la masse buccale; XII, muscle columellaire; XIII, rein droit.

Fig. 103. - *Lepeta cæca*, coupe transversale passant par l'extrémité postérieure du bulbe buccal, × 21. I, radule; II, foie; III, intestin; IV, testicule; V, rein droit (partie gauche); VI, nerf palléal; VII, manteau; VIII, œsophage; IX, ganglion stomato-gastrique gauche; X, radule; XI, cartilage et muscle de la masse buccale; XII, cordon pédieux; XIII, pied; XIV, intestin; XV, muscle columellaire; XVI, rein droit (partie droite).

Fig. 104. — *Lepeta cæca*, coupe transversale passant par le milieu du corps, × 21. I, foie; II, tube digestif; III, rein droit (partie gauche); IV, testicule; V, cordon pédieux; VI, intestin; VII, rein droit (partie dorsale et ventrale); VIII, intestin.

Fig. 105. — *Lepeta cæca*, coupe transversale passant par la partie postérieure où le rein droit occupe toute la largeur du corps, × 21. I, intestin; II, foie; III, intestin; IV, rein droit (partie dorsale); V, testicule; VI, rein droit (partie ventrale); VII, cordon pédieux.

Fig. 106. — *Scissurella lytteltonensis*, sans sa coquille, vu dorsalement, × 32. I, mufle; II, tentacule céphalique; III, fente palléale; IV, branchie droite; V, rectum; VI, glande génitale; VII, rein gauche; VIII, columellaire; IX, branchie gauche; X, œil, vu par transparence.

Fig. 107. — *Scissurella lytteltonensis*, sans sa coquille, vu du côté droit, × 30. I, œil (vu au travers du manteau); II, manteau; III, mufle; IV, tentacule céphalique et appendice; V, fente palléale; VI, pied; VII, tentacules épipodiaux; VIII, muscle columellaire.

Fig. 108. — *Scissurella costata*, coupe transversale passant par le bord antérieur du pied, × 96. I, glande hypobranchiale; II, branchie gauche; III, œsophage; IV, œil; V, cartilage de la masse buccale; VI, pied; VII, glande pédieuse; VIII, bord du manteau; IX, ganglion cérébral; X, cavité buccale.

Fig. 109. — *Scissurella costata*, coupe transversale passant par les ganglions stomato-gastriques, × 68. I, bord antérieur de la branchie gauche; II, œsophage; III, ganglion stomato-gastrique; IV, cartilage buccal; V, ganglion pédieux; VI, cæcum radulaire; VII, manteau.

Fig. 110. — *Scissurella costata*, coupe transversale passant par les ganglions cérébraux, × 68. I, branchie gauche; II, ganglion cérébral; III, mandibule; IV, bouche; V, manteau; VI, tentacule céphalique.

Digitized by Google

FIG. 111. — *Scissurella costata*, coupe transversale passant par les ganglions pédieux, × 68. I, rein gauche; II, péricarde; III, cavité palléale; IV, muscle; V, otocyste; VI, ganglions pédieux; VII, face ventrale du pied; VIII, manteau; IX, branchie droite; X, cæcum radulaire; XI, œsophage; XII, glande hypobranchiale; XIII, rectum.

PLANCHE XIII.

FIG. 112. — *Scissurella costata*, coupe transversale passant par l'osphradium gauche, × 68. I, rectum; II, glande hypobranchiale; III, branchie gauche; IV, osphradium et ganglion supra-intestinal adjacent; V, manteau; VI, tentacule épidodial; VII, cordon pédieux; VIII, pied; IX, bord du manteau; X, radule; XI, branchie droite; XII, œsophage.

FIG. 113. — *Scissurella costata*, coupe transversale passant par le ganglion pleural gauche, × 96. I, rectum; II, rein gauche; III, intestin; IV, ovaire; V, muscle; VI, œsophage; VII, cordon pédieux; VIII, pied; IX, bord du manteau; X, lacune; XI, branchie droite; XII, ganglion pleural gauche et commencement de la branche infra-intestinale de la commissure viscérale; XIII, radule; XIV, cavité palléale; XV, rein droit.

FIG. 114. — *Scissurella costata*, coupe transversale passant par l'osphradium droit, × 68. I, rectum; II, glande hypobranchiale; III, branchie gauche; IV, muscle columellaire; V, tentacule épipodial; VI, cordon pédieux; VII, pied; VIII, manteau; IX, œsophage; X, osphradium droit; XI, nerf allant à l'osphradium; XII, radule; XIII, cavité palléale.

FIG. 115. — *Scissurella lytteltonensis*, coupe transversale passant par le commencement de l'ovaire, × 96. I, foie; II, estomac; III, intestin; IV, muscle columellaire; V, manteau; VI, ovaire; VII, cordon pédieux; VIII, intestin; IX, tentacule épipodial; X, poche œsophagienne; XI, radule; XII, muscle columellaire; XIII, conduit génital; XIV, rein droit.

FIG. 116. — *Scissurella lytteltonensis*, coupe transversale passant par l'osphradium droit, × 96. I, rectum; II, branche supra-intestinale de la commissure viscérale; III, rein gauche; IV, cavité palléale; V, branchie gauche; VI, ganglion pleural gauche; VII, œsophage; VIII, ganglions pédieux et otocystes; IX, pied; X, branchie droite; XI, manteau; XII, osphradium; XIII, radule; XIV, glande hypobranchiale; XV, rein droit.

FIG. 117. — *Emarginula Huzardi*, coupe transversale passant par la portion terminale du rectum, × 14 (région dorsale). I, rectum et glande anale; II, nerf branchial afférent; III, branchie; IV, nerf palléal d'origine osphradiale; V, manteau; VI, sinus branchial efférent; VII, œsophage glandulaire; VIII, nerf branchial efférent; IX, sinus branchial afférent.

Digitized by Google

Fig. 118. — ***Emarginula Huzardi***, coupe transversale passant par l'origine des nerfs branchiaux afférents, × 14. I, rectum et glande anale; II, glande hypobranchiale; III, cavité palléale; IV, sinus branchial efférent; V, nerf palléal d'origine osphradiale; VI, nerf palléal d'origine pleurale; VII, œsophage glandulaire; VIII, osphradium droit; IX, nerf palléal d'origine osphradiale; X, branchie; XI, nerf branchial afférent.

Fig. 119. — ***Emarginula Huzardi***, coupe transversale passant par la bifurcation du nerf réno-anal, × 14. I, glande hypobranchiale; II, péricarde; III, rectum et glande anale; IV, sinus branchial afférent; V, branchie; VI, osphradium gauche; VII, nerf palléal d'origine osphradiale; VIII, anastomose palléale gauche; IX, œsophage; X, nerf réno-anal sur le point de se bifurquer; XII, sinus abdominal; XIII, sinus branchial efférent; XIV, nerf palléal d'origine pleurale; XV, muscle columellaire; XVI, ganglion osphradial droit; XVII, cavité palléale.

Fig. 120. — ***Emarginula Huzardi***, coupe transversale passant par l'orifice rénal gauche, × 35. I, glande anale; II, rectum; III, ventricule; IV, rein gauche; V, branchie; VI, nuque; VII, sinus impair médian; VIII, nerf réno-anal; IX, orifice génital dans le rein droit; X, péricarde; XI, cavité palléale; XII, oreillette; XIII, rein droit.

PLANCHE XIV.

Fig. 121. — ***Emarginula Huzardi***, coupe transversale passant par la communication ventriculo-auriculaire gauche, × 35 (région dorsale médiane). I, rein droit; II, ventricule; III, rectum et glande anale; IV, péricarde; V, rein gauche; VI, oreillette; VII, branchie; VII', branche supra-intestinale de la commissure viscérale; VIII, rein droit (partie située hors du manteau); IX, cavité palléale; X, sinus impair médian; XI, nerf réno-anal; XII, conduit génital; XIII, glande hypobranchiale.

Fig. 122. — ***Emarginula Huzardi***, mâle, coupe transversale passant par les extrémités postérieures de la cavite palléale, × 14 (région dorsale). I, cavité palléale tapissée par la glande hypobranchiale; II, conduit génital; III, rein droit; IV, rectum et glande anale; V, péricarde; VI, oreillette; VII, cavité palléale; VIII, intestin; IX, fond du cæcum; X, muscle columellaire; XI, testicule; XII, œsophage; XIII, foie; XIV, oreillette.

Fig. 123. — ***Emarginula Huzardi***, mâle, coupe transversale passant par l'orifice réno-péricardique, × 14 (région dorsale). I, communication du péricarde et du conduit génital (= orifice réno-péricardique); II, péricarde; III, rein droit; IV, rectum et glande anale; V, intestin; VI, cæcum; VII, stylet cristallin; VIII, muscle columellaire; IX, œsophage; X, foie; XI, intestin; XII, testicule; XIII, conduit génital.

Digitized by Google

Fig. 124. — *Emarginula Huzardi,* mâle, coupe transversale passant par l'origine du conduit génital, × 14 (région dorsale). I, rein droit; II, péricarde; III, rectum; IV, stylet cristallin; V, cæcum; VI, œsophage; VII, intestin; VIII, testicule; IX, foie; X, conduit génital.

Fig. 125. — *Emarginula Huzardi,* coupe transversale passant par l'orifice rénal droit, × 68 (région dorsale médiane). I, péricarde; II, rectum; III, ventricule; IV, oreillette (avec revêtement glandulaire péricardique); V, rein gauche; VI, sinus impair médian; VII, glande anale; VIII, nerf réno-anal; IX, orifice rénal; X, branches rénales du nerf réno-anal; XI, rein droit; XII, glande hypobranchiale; XIII, région glandulaire muqueuse du rein droit; XIV, oreillette.

Fig. 126. — Transformations du conduit génital des Mollusques; vues dorsales du péricarde, de la glande génitale et des néphridies : *a*, forme ancestrale hypothétique; *b*, Céphalopode; *c*, Amphineure, forme souche; *d*, Aplacophore; *e*, Chitonide; *f*, Prorhipidoglosse; *g*, Emarginule; *h*, Gastropode spécialisé; *i*, Protobranche; *j*, Pecten; *k*, Eulamellibranche. Dans toutes les parties : I, péricarde; II, glande génitale; III, néphridie rénale; IV, néphridie génitale; V, conduit de la glande génitale au péricarde, au conduit réno-péricardique ou au rein; VI, conduit réno-péricardique; VII, conduit génital secondaire.

Fig. 127. — *Puncturella noachina,* vu du côté gauche, × 10. I, limite de l'orifice palléal; II, branchie (vue par transparence); III, muscle columellaire; IV, mufle; V, pied; VI, manteau; VII, ovaire.

PLANCHE XV.

Fig. 128. — *Puncturella noachina,* coupe transversale vers le fond de la cavité palléale, × 50. I, cavité palléale; II, glande anale; III, rectum; IV, rein droit; V, intestin; VI, estomac; VII, cæcum; VIII, œsophage; IX, cordon pédieux; X, radule; XI, foie; XII, intestin; XIII, conduit génital.

Fig. 129. — *Puncturella noachina,* coupe transversale passant par l'orifice génital dans le rein droit, × 50. I, rectum; II, péricarde; III, cavité palléale; IV, rein; V, estomac et cæcum; VI, lacune; VII, nerf circumpalléal; VIII, œsophage; IX, cordon pédieux; X, radule; XI, manteau; XII, foie; XIII, intestin; XIV, cavité palléale; XV, conduit génital; XVI, rein droit.

Fig. 130. — *Puncturella noachina,* coupe longitudinale (horizontale) passant par l'orifice du rein droit, × 96. I, cavité palléale; II, orifice du rein; III, branchie; IV, orifice génital dans le rein; V, conduit génital; VI, foie; VII, estomac; VIII, rein droit; IX, intestin; X, péricarde; XI, rein droit; XII, glande hypobranchiale; XIII, rein gauche.

Digitized by Google

Fig. 131. — ***Puncturella noachina***, coupe longitudinale (horizontale) passant par le ganglion branchial gauche, × 50. I, glandes salivaires; II, œsophage; III, branchie; IV, radule; V, cavité palléale; V', commissure viscérale (branche infra-intestinale); VI, intestin; VII et VIII, foie; IX, estomac; X, rein droit; XI, ganglion branchial (osphradial); XII, ganglion pleural droit.

Fig. 132. — ***Puncturella noachina***, femelle, coupe transversale par l'origine du cæcum, × 35. I, rein droit; II, foie; III, intestin; IV, cæcum; V, rein droit; VI, cordons pédieux; VII, œsophage; VIII, rein; IX, intestin; X, ovaire; XI, estomac.

Fig. 133. — ***Puncturella noachina***, femelle, coupe transversale passant par la partie postérieure de l'œsophage plissé, × 35. I, rein droit; II, estomac; III, intestin; IV, cæcum; V, ovaire; VI, intestin; VII, rein droit; VIII, cordon pédieux; IX, œsophage; X, intestin; XI, muscle columellaire; XII, ovaire; XIII, foie.

PLANCHE XVI.

Fig. 134. — ***Stomatella sp.***, mâle, coupe transversale passant par le ventricule et l'oreillette gauche, × 14. I, foie; II, péricarde; III, ventricule; IV, rectum; V, oreillette; VI, cavité palléale; VII, branchie; VIII, épipodium; IX, tube digestif; X, sillon pédieux; XI, cordons pédieux; XII, pied; XIII, testicule.

Fig. 135. — ***Trochus cinerarius***, en marche, vu du côté droit, × 5. I, coquille; II, palmette; III, œil et son pédoncule; IV, tentacule céphalique; V, appendice du pédoncule oculaire; VI, mufle; VII, lobe épipodial droit; VIII, épipodium; IX, appendice claviforme à la base du tentacule épipodial; X, partie postérieure du pied; XI, troisième tentacule épipodial.

Fig. 136. — ***Trochus cinerarius***, coupe transversale du système nerveux central, en avant des ganglions pédieux, × 50. I, connectif cérébro-pleural (à gauche, le commencement du ganglion pleural); II, connectif cérébro-pédieux; III, nerf du lobe épipodial antérieur; IV, nerf pédieux antérieur; V, nerf otocystique.

Fig. 137. — ***Trochus cinerarius***, coupe transversale du système nerveux central passant un peu en avant de la commissure pédieuse, × 50. I, ganglion pleural, II, ganglion pédieux; III, nerf du lobe épipodial; IV, pointe inférieure du ganglion pédieux; V, nerf otocystique.

Fig. 138. — ***Trochus cinerarius***, coupe transversale du système nerveux central passant par la commissure pédieuse, × 50. I, ganglion pleural; II, ganglion pédieux; III, nerf du lobe épipodial; IV, pointe inférieure du ganglion pédieux; V, commissure pédieuse; VI, otocyste et la terminaison de son nerf.

Digitized by Google

Fig. 139. — *Trochus cinerarius*, coupe transversale passant par l'appendice sous le lobe épipodial droit, × 21. i, branchie; ii, œsophage; iii, cavité palléale; iv, cartilage de la masse buccale; v, connectif cérébro-pleural; vi, connectif cérébro-pédieux; vii, lobe épipodial; viii, faisceaux musculaires allant de la radule à la commissure pédieuse; ix, nerfs pédieux antérieurs; x, pied; xi, appendice sous le lobe épipodial; xii, nerf du lobe épipodial; xiii, nerf circumpalléal; xiv, radule; xv, renflement papillaire de l'œsophage.

Fig. 140. — *Trochus cinerarius*, coupe transversale passant par les ganglions pleural et pédieux droits, × 21. i, branchie; ii, cavité palléale; iii, nerf branchial efférent; iv, nerf circumpalléal; v, ganglion pleural gauche; vi, ganglion pédieux gauche (commencement); vii, faisceaux musculaires; viii, nerf pédieux antérieur; ix, pied; x, lobe épipodial; xi, nerf du lobe épipodial (avec sa double racine pédieuse); xii, ganglion pédieux; xiii, ganglion pleural; xiv, commissure viscérale (branche supra-intestinale); xv, radule; xvi, œsophage.

Fig. 141. — *Trochus cinerarius*, coupe transversale passant par l'entrée du nerf palléal gauche dans le manteau, × 21. i, nerf rectal; ii, rectum; iii, cavité palléale; iv, branchie; v, support branchial; vi, nerf branchial efférent; vii, branche supra-intestinale de la commissure viscérale; viii, nerf palléal; ix, épipodium; x, pied; xi, cordons pédieux, anastomosés; xii, bord du manteau; xiii, commissure viscérale (branche infra-intestinale); xiv, radule; xv, œsophage; xvi, glande hypobranchiale.

PLANCHE XVII.

Fig. 142. — *Trochus magus*, sans sa coquille, vu par devant, × 3. i, entrée de la cavité palléale; ii, lobe épipodial antérieur avec son appendice; iii, premier tentacule épipodial gauche; iv, appendice sous le tentacule épipodial; v, mufle; vi, pied; vii, tentacule céphalique; viii, œil; ix, palmette; x, manteau.

Fig. 143. — *Trochus cinerarius*, vu ventralement, × 4. i, mufle; ii, palmette; iii, tentacule céphalique; iv, œil; v, lobe épipodial gauche; vi, épipodium; vii, pied; viii, tentacule épipodial et l'appendice sous-jacent; ix, lobe épipodial droit; x, appendice du pédoncule oculaire droit.

Fig. 144. — *Calyptræa sinensis*, sans sa coquille, vu du côté droit, × 8. i, manteau, ii, branchie; iii, lobe épipodial droit; iv, appendice du tentacule droit; v, tentacule droit; vi, pied.

Fig. 145. — *Calyptræa sinensis*, vu ventralement, × 10. i, bouche; ii, tentacule; iii, lobe épipodial; iv, manteau; v, pied; vi, orifice génital; vii, branchie; viii, lobe épipodial droit; ix, appendice du tentacule droit.

Digitized by Google

Fig. 146. — *Calyptræa sinensis*, tête vue dorsalement, × 8. I, appendice du tentacule droit; II, lobe épipodial droit; III, pied; IV, lobe épipodial gauche; V, tentacule; VI, mufle.

Fig. 147. — *Capulus ungaricus*, femelle, sans sa coquille, vue dorsalement, × 6. I, mufle; II, appendice du tentacule droit; III, manteau; IV, muscle columellaire; V, extrémité postérieure du pied; VI, cœur; VII, extrémité antérieure du pied; VIII, tentacule.

Fig. 148. — *Trochus cinerarius*, système nerveux central, vu dorsalement, avec la partie antérieure du tube digestif, × 12. I, glande salivaire; II, ganglion cérébral; III, connectif cérébro-pleural; IV, ganglion pleural; V, nerf palléal droit; VI, ganglion pédieux; VII, commissure viscérale (branche supra-intestinale); VIII, œsophage glandulaire (portion postérieure); IX, commissure viscérale (branche infra-intestinale); X, ganglion abdominal; XI, œsophage; XII, radule; XIII, ganglion supra-intestinal; XIV, ganglion osphradial et nerf branchial; XV, anastomose palléale gauche; XVI, œsophage glandulaire (avec le raphé dorsal); XVII, nerf palléal gauche; XVIII, bulbe buccal; XIX, connectif cérébro-pédieux; XX, ganglions stomato-gastriques; XXI, mufle.

Fig. 149. — *Trochus cinerarius*, coupe transversale de l'osphradium, × 120. I, ganglion osphradial; II, épithélium; III, épaississement conjonctif du support branchial; IV, manteau.

Fig. 150. — *Trochus cinerarius*, coupe transversale passant par l'extrémité postérieure de la radule, × 21, I, vaisseau branchial afférent; II, cavité palléale; II', branchie; III, vaisseau branchial efférent; IV, commissure viscérale (branche supra-intestinale); V, œsophage glandulaire (fin); VI, œsophage; VII, commissure viscérale (branche infra-intestinale); VIII, radule; IX, glande hypobranchiale; X, nerf rectal; XI, rectum.

Fig. 151. — *Trochus cinerarius*, coupe transversale passant par l'ouverture buccale, × 21. I, manteau; II, œsophage; III, glande salivaire; IV, saillie de la masse radulaire dans la cavité buccale; V, ouverture buccale; VI, pied; VII, commissure labiale; VIII, appendice du pédoncule oculaire droit; IX, pédoncule oculaire; X, commissure stomato-gastrique.

Fig. 152. — *Trochus cinerarius*, coupe transversale du rectum, au niveau de la figure 150, × 96. I, manteau; II, rectum; III, sillon rectal ventral; IV, glande hypobranchiale.

Fig. 153. — *Trochus cinerarius*, coupe transversale du rectum au voisinage de l'anus, × 96. I, sillon glandulaire anal; II, rectum; III, glande hypobranchiale; IV, manteau.

Digitized by Google

PLANCHE XVIII.

Fig. 154. — *Trochus cinerarius*, femelle, coupe transversale passant par le ganglion abdominal, × 21. I, sinus rénaux; II, rectum; III, intestin; IV, rein gauche; V, lacune; VI, branchie; VII, veine branchiale efférente; VII′, cavité palléale; VIII, lacune; IX, columellaire; X, œsophage; X′, ganglion abdominal; XI, sinus du rein droit; XII, rein droit; XIII, foie; XIV, estomac; XV, ovaire.

Fig. 155. — *Trochus cinerarius*, femelle, coupe transversale passant par l'ouverture du conduit péricardique (et génital) dans le rein droit, × 21. I, intestin; II, rein gauche; III, lacune; IV, branchie; V, vaisseau branchial efférent; VI, lacune; VII, cavité branchiale; VIII, muscle columellaire; IX, œsophage; IX′ = VIII; X, sinus du rein droit; XI, rein droit; XII, nerf réno-génital; XIII, orifice du conduit péricardique (et génital) dans le rein; XIV, sinus rénaux; XV, rectum.

Fig. 156. — *Trochus cinerarius*, femelle, coupe transversale de l'orifice péricardique (génital) dans le rein droit, × 96. I, sinus rénal; II, rein droit; III, rectum; IV, rein gauche; V, sinus rénal; VI, cavité palléale; VII, partie glandulaire du rein droit; VIII, sinus du rein droit; IX, orifice génital; X, conduit péricardique (et génital).

Fig. 157. — *Trochus cinerarius*, femelle, coupe transversale passant par le « conduit génital », × 21. I, conduit génital; II, rein droit; III, sinus du rein droit; IV, rectum; V, sinus rénaux; VI, rein gauche; VII, cavité palléale; VIII, branchie; IX, vaisseau branchial efférent; X, sinus; XI, intestin; XII, œsophage; XII′, columellaire; XIII, partie glandulaire du rein droit; XIV, foie; XV, estomac; XVI, ovaire; XVII, œsophage.

Fig. 158. — *Trochus cinerarius*, femelle, coupe transversale passant par la jonction du « conduit génital » et du conduit réno-péricardique, × 21. I, nerf génital; II, communication de la glande et du conduit réno-péricardique; III, péricarde; IV, sinus du rein droit; V, rectum; VI, cavité du rein droit; VII, sinus rénaux; VIII, rein gauche; IX, cavité palléale; X, vaisseau branchial efférent; XI, intestin; XII, muscle columellaire; XIII, foie; XIV, estomac; XV, ovaire; XVI, œsophage.

Fig. 159. — *Trochus cinerarius*, femelle, coupe transversale passant un peu en arrière de la précédente, × 50. I, rectum; II, rein gauche; III, sinus rénaux; IV, cavité palléale; V, intestin; VI, sinus du rein droit; VII, partie glandulaire du rein droit; VIII, conduit de la glande génitale au canal réno-péricardique; IX, rein droit; X, péricarde (la branche gauche = canal réno-péricardique).

Fig. 160. — *Trochus cinerarius*, coupe transversale passant par l'origine ovarienne du conduit de jonction de l'ovaire au canal réno-péricardique, × 21. I, cavité du rein droit; II, péricarde (la branche gauche = canal réno-péricardique); III, rectum; IV, sinus rénaux; V, rein gauche; VI, cavité palléale; VII, veine branchiale efférente; VIII, muscle columellaire; IX, intestin; IX′, sinus du rein droit; X, œsophage; XI, estomac; XII, ovaire; XIII, foie.

Digitized by Google

Fig. 161. — *Trochus cinerarius,* coupe transversale passant par la bifurcation postérieure des sinus rénaux, × 21. I, péricarde ; II, rectum ; III, rein gauche ; IV, cavité palléale ; V, vaisseau branchial efférent ; VI, intestin ; VII, muscle columellaire ; VIII, sinus rénaux ; IX, cavité du rein droit ; X, œsophage ; XI, foie ; XII, ovaire.

PLANCHE XIX.

Fig. 162. — *Trochus cinerarius,* coupe sagittale médiane (le pied est contracté), × 21. I, cartilage radulaire ; II, commissure labiale ; III, glande salivaire ; IV, commissure cérébrale ; V, commissure stomato-gastrique ; VI, œsophage ; VII, bord du manteau et nerf circumpalléal ; VIII, commissure viscérale (branche supra-intestinale) ; IX, cavité palléale ; X, veine palléale transverse ; XI, rein gauche ; XII, orifice péricardique (et génital) dans le rein droit ; XIII, masse glandulaire du rein droit ; XIV, ovaire ; XV, foie ; XVI, estomac ; XVII, œsophage ; XVIII, ganglion abdominal ; XIX, muscle columellaire ; XX, intestin ; XXI, manteau ; XXII, cæcum radulaire (le ruban radulaire est enlevé) ; XXIII, commissure pédieuse et otocyste ; XXIV, surface d'attache de l'opercule ; XXV, anastomoses transverses des cordons pédieux ; XXVI, plis glandulaires de la face dorsale du pied ; XXVII, face ventrale du pied ; XXVIII, bouche.

Fig. 163. — *Trochus cinerarius,* coupe transversale de l'épithélium glandulaire du rein droit, × 175. I, vacuole d'excrétion, avec concrétions ; II, noyau.

Fig. 164. — *Trochus cinerarius,* papilles du rein gauche dix-huit heures après l'injection d'une poudre colorée dans le sang ; × 50 (état frais). I, granulations colorées amassées dans l'axe ; II, épithélium des papilles.

Fig. 165. — *Trochus cinerarius,* mâle, coupe sagittale latérale passant par la communication du péricarde avec le rein droit, × 21. I, foie ; II, orifice du conduit péricardique du rein droit ; III, œsophage ; IV, cavité du rein droit ; V, péricarde ; VI, estomac ; VII, partie glandulaire du rein droit ; VIII, plis glandulaires de la partie postérieure du pied ; IX, bord postérieur du manteau ; X, mufle ; XI, tentacule ; XII, cordon pédieux ; XIII, manteau ; XIV, testicule ; XV, muscle columellaire.

PLANCHE XX.

Fig. 166. — *Trochus cinerarius,* coupe transversale passant par la bifurcation postérieure des sinus rénaux, × 21. I, cavité du rein droit ; II, péricarde ; III, rein gauche ; IV, cavité palléale ; V, vaisseau branchial efférent ; VI, intestin ; VII, muscle columellaire ; VIII, œsophage ; IX, sinus rénaux ; X, estomac ; XI, foie ; XII, ovaire.

Fig. 167. — *Trochus cinerarius,* coupe transversale passant par la jonction de l'oreillette gauche et du ventricule, × 21. I, péricarde ; II, oreillette gauche ; III, sinus du rein gauche ; IV, rein gauche ; V, cavité palléale ; VI, vaisseau branchial efférent ; VII, estomac ; VIII, intestin rectal ; IX, ventricule ; X, estomac ; XI, rein droit ; XII, foie ; XIII, oreillette droite.

Digitized by Google

Fig. 168. — *Trochus cinerarius*, coupe transversale passant par l'origine péricardique du conduit réno-péricardique gauche, × 50. I, rectum; II, sinus rénal; III, rein gauche; IV, intestin; V, cavité palléale; VI, conduit réno-péricardique; VII, péricarde; VIII, œsophage; IX, rein droit; X, sinus rénal; XI, ventricule.

Fig. 169. — *Trochus cinerarius*, coupe transversale passant par la communication de l'oreillette droite et du ventricule, × 21. I, oreillette gauche; II, rein gauche; III, cavité palléale; IV, vaisseau branchial efférent; V, rectum; VI, lacune; VII, rein droit; VIII, foie; IX, ventricule; X, péricarde; XI, oreillette droite.

Fig. 170. — *Trochus cinerarius*, cœur vu de dos, × 16. I, sinus du rein gauche; II, communication de l'oreillette gauche et ventricule; III, rectum; IV, sinus du rein droit; V, oreillette droite; VI, péricarde; VII, ventricule; VIII, rectum; IX, oreillette gauche; X, vaisseau branchial efférent.

Fig. 171. — *Trochus cinerarius*, reins vus dorsalement, et supposés transparents (schématisés), × 10. I et II, orifices des deux reins; III, rein droit; IV, orifice péricardique (et génital) du rein droit; V, conduit réno-péricardique droit; VI, glande génitale; VII, oreillette droite; VIII, ventricule; IX, péricarde; X, oreillette gauche; XI, conduit réno-péricardique gauche; XII, vaisseau branchial efférent; XIII, rein gauche; XIV, rectum; XV, branchie.

Fig. 172. — *Trochus cinerarius*, sans sa coquille, vu par derrière, × 8. I, rein gauche; II, oreillette gauche; III, péricarde; IV, rectum; V, oreillette droite; VI, foie; VII, estomac; VIII, glande génitale; IX, partie postérieure du pied; X, opercule; XI, rein droit; XII, ventricule; XIII, vaisseau branchial efférent.

Fig. 173. — *Lanistes bolteniana*, coupe transversale du rein, au niveau de l'orifice extérieur, × 14. I, branchie; II, manteau; III, lacune; IV, poumon; V, cavité branchiale; V', épitænia; VI, partie postérieure du rein; VII, orifice rénal extérieur; VIII, rectum; IX, partie antérieure du rein.

Fig. 174. — *Lanistes bolteniana*, coupe transversale du rein, postérieure à la précédente, × 14. I, partie antérieure du rein; II, branchie; II, manteau; IV, lacunes; V, poumon; VI, cavité branchiale; VI', épitænia; VII, communication des deux parties du rein; VIII, rectum; IX, partie antérieure, et X, partie postérieure du rein.

PLANCHE XXI.

Fig. 175. — *Lanistes bolteniana*, coupe transversale du rein passant par l'orifice péricardique, × 14. I, partie antérieure du rein; II, branchie; III, lacune; IV, cavité branchiale; V, poumon; VI, orifice réno-péricardique; VII, rectum; VIII, partie antérieure du rein; IX, partie postérieure du rein.

Fig. 176. — *Lanistes bolteniana*, coupe transversale du rein (postérieure à la précédente), passant par l'extrémité antérieure droite du péricarde, × 14. I, oreillette; II, péricarde; III, branchie; IV, lacune; V, poumon; VI, cavité branchiale; VII, sinus rénaux; VIII, rectum; IX, partie postérieure du rein.

Digitized by Google

Fig. 177. — *Lanistes bolteniana*, sans sa coquille, vu du côté droit, × 2. I, position de l'orifice rénal extérieur; II, position de l'orifice « interrénal » (communication des deux parties entre elles); III, place de la branchie; IV, partie antérieure du rein; V, rectum; VI, conduit génital; VII, tête; VIII, face ventrale du pied; IX, opercule; X, partie postérieure du rein; XI, position de l'orifice réno-péricardique.

Fig. 178. — Schémas montrant les positions successives qu'a dû occuper le péricarde des Patellides pour arriver à sa position actuelle; A, péricarde au dos du rectum; B, péricarde traversé par le rectum; C, péricarde sous le rectum; I, rectum; II, rein gauche; III, péricarde; IV, rein droit.

Fig. 179. — Rapports actuels du péricarde des Patellides. I à IV, comme dans la fig. 178; II' et III', conduits péricardiques des reins gauche et droit.

Fig. 180. — *Nautilus*, coupe transversale d'une papille interbranchiale (osphradiale), × 50 (orientée la partie dorsale en bas). I, papille; II, nerf viscéral se ramifiant à l'épithélium, sous la papille.

Fig. 181. — *Nautilus*, coupe sagittale de la papille post-anale, × 14. I, glande nidamentaire; II, un pore des glandes nidamentaires accessoires; III, papille post-anale; IV, vaisseau; V, sinus palléal; VI, glandes nidamentaires accessoires.

Fig. 182. — *Nautilus*, bulbe buccal et système nerveux central, vus du côté gauche, grandeur naturelle. I, radule: II, commissure stomato-gastrique; III, ganglion cérébral et section du nerf optique; IV, commissure viscérale et son grand nerf; V, œsophage; VI, commissure pédieuse; VII, ganglion pharyngien; VIII, double cordon initial de la commissure labiale (et stomato-gastrique); IX, commissure labiale sous la « langue » (organe subradulaire); X, « langue »; XI, mandibules.

Fig. 183. — *Ommatostrephes*, bulbe buccal et système nerveux central, vus du côté gauche, × 2. I, radule; II, glande salivaire dite antérieure; III, ganglions de la commissure buccale antérieure; IV, ganglion cérébral; V, section du nerf optique; VI, œsophage; VII, nerf palléal; VIII, glande salivaire dite postérieure; IX, nerf viscéral (et ganglion viscéral); X, place des otocystes; XI, nerf infundibulaire; XII, ganglion pédieux; XIII, ganglion de la commissure stomato-gastrique; XIV, ganglion brachial avec l'origine des cinq nerfs des bras gauches; XV, commissure labiale; XVI, « langue »; XVII, bouche.

PLANCHE XXII.

Fig. 184. — *Sepia officinalis*, près d'éclore, coupe sagittale presque médiane de la tête, × 50. I, bouche; II, mandibules; III, commissure stomato-gastrique (ganglion); IV, commissure buccale supérieure (ganglion); V, ganglion cérébral; VI, ganglion pédieux; VII, œsophage; VIII, ganglion brachial; IX, cæcum radulaire; X, commissure labiale (ganglion subradulaire); XI, « langue »; XII, vitellus.

Digitized by Google

Fig. 185. — *Sepia officinalis*, fraîchement éclos, coupe transversale de la tête passant à peu près par la ligne x de la figure 184, × 35. I, cavité buccale; II, cæcum radulaire; III, glande salivaire; IV, ganglion optique; V, œil; VI, bras ventraux; VII, vitellus; VIII, commissure labiale (ganglion subradulaire).

Fig. 186. — *Dentalium*, coupe sagittale passant au voisinage de l'orifice rénal (partie moyenne du corps), vue du côté droit, × 50. I, manteau; II, cavité palléale; III, orifice; IV, bord de la papille de l'ouverture rénale; V, péricarde; VI, foie; VII, muscle rétracteur; VIII, partie latérale extrême de l'estomac (jonction avec le foie); IX, rein; X, commissure viscérale; XI, intestin; XII, poche œsophagienne.

Fig. 187. — *Dentalium*, coupe transversale passant par le fond de l'estomac, × 50. I, estomac (chambre œsophagienne); II, testicule; III, muscle rétracteur; IV, foie; V, cæcum pylorique; VI, cavité palléale; VII, vaisseau palléal ventral; VIII, foie; IX, péricarde; X, nerf postérieur.

Fig. 188. — *Dentalium*, coupe sagittale latérale passant par les centres cérébral et pleural gauches, région dorsale antérieure, vue du côté gauche (l'extrémité antérieure à gauche), × 68. I, manteau; II, appendice tentaculifère; III, ganglion cérébral; IV, œsophage; V, ganglion pleural; VI, commissure stomato-gastrique; VII, mandibules; VIII, radule et son cæcum; IX, organe subradulaire; X, otocyste et son nerf; XI, ganglion pédieux; XII, commissure labiale; XIII, fusion des connectifs cérébro-pédieux et pleuro-pédieux; XIV, sinus pédieux; XV, pied; XVI, cavité de la trompe.

PLANCHE XXIII.

Fig. 189. — *Dentalium*, coupe transversale passant par l'orifice en boutonnière de droite, × 50. I, extrémité postérieure de l'œsophage; II, commencement de l'intestin; III, muscle; IV, rein gauche; V, nerf postérieur; VI, cavité palléale; VII, rectum; VIII, lacunes du manteau; IX, ouverture en boutonnière; X, sinus périanal; XI, glande anale.

Fig. 190. — *Dentalium*, coupe transversale passant par la jonction de la glande génitale et du rein droit, × 50. I, testicule; II, sinus dorsal; III, moitié intestinale de l'estomac; IV, muscle; V, nerf postérieur; VI, rein gauche; VII, vaisseau palléal; VIII, cavité palléale; IX, foie; X, péricarde; XI, rein droit.

Fig. 191. — *Solenomya togata*, coupe transversale passant par les orifices réno-péricardiques, × 35. I, ventricule; II, péricarde; III, oreillette gauche; IV, orifice réno-péricardique; V, glande hypobranchiale; VI, testicule; VII, conduit génital; VIII, rectum; IX, commissure viscérale; X, cavité palléale; XI, axe branchial; XII, rein droit.

Fig. 191bis. — Schéma représentant un rein de *Solenomya*, l'extrémité postérieure en haut. I, cavité du rein; II, ouverture rénale extérieure; III, orifice péricardique; IV, conduit génital.

Digitized by Google

Fig. 192. – *Solenomya togata*, coupe transversale passant par la jonction antérieure des deux branches du rein droit, × 35. I, péricarde; II, oreillette; III, manteau; IV, branche antéro-postérieure du rein gauche; V, conduit réno-péricardique; VI, axe branchial; VII, orifice rénal; VIII, union du conduit génital et de la branche antéro-postérieure du rein; IX, commissure viscérale; X, rectum; XI, pied; XII, conduit péricardique joignant à la branche postéro-antérieure du rein, l'union de la branche antéro-postérieure et du conduit génital; XIII, lacune branchiale; XIV, ventricule; XV, branchie.

Fig. 193. — *Solenomya togata*, coupe transversale passant par l'union du conduit péricardique et du conduit génital, × 35. I, rectum; II, ventricule; III, péricarde, IV, oreillette; V, branche terminale du rein gauche; VI, glande hypobranchiale; VII, ouverture rénale; VIII, conduit péricardique; IX, testicule; X, commissure viscérale; XI, conduit génital; XII, axe branchial, XIII, branchie.

Fig. 194. — *Solenomya togata*, coupe transversale passant par la jonction antérieure des deux branches du rein gauche, × 35. I, péricarde; II, oreillette; III, rein, branche postéro-antérieure; IV, sinus branchial; V, conduit réno-péricardique; VI, union du conduit péricardique et de la portion initiale du rein; VII, commissure viscérale; VIII, rectum; IX, pied; X, rein, branche antéro-postérieure; XI, axe branchial; XII, ventricule; XIII, branchie.

PLANCHE XXIV.

Fig. 195. — *Yoldia hyperborea*, coupe transversale passant par les communications ventriculo-auriculaires, × 14. I, rectum; II, oreillette gauche; III, péricarde; IV, intestin; V, conduit génital; VI, manteau; VII, ovaire; VIII, pied; IX, branchie; X, commissure viscérale; XI, rein droit; XII, ventricule.

Fig. 196. — *Leda pella*, coupe transversale passant par la commissure labiale (région centrale), × 35. I, œsophage; II, renflement pharyngien; III, muscle pédieux; IV, foie; V, ganglion cérébral (avec le trajet de la commissure cérébrale en trait interrompu); VI, commissure labiale; VII, portion initiale de l'œsophage; VIII, pied; IX, palpes; X, ganglion pleural; XI, intestin; XII, ovaire.

Fig. 196bis. — Schéma de la partie antérieure du tube digestif de *Leda pella*, vu du côté gauche; I, œsophage; II, pharynx; III, commissure labiale; IV, bouche; V, ganglion cérébral.

Fig. 197. — *Yoldia hyperborea*, coupe transversale passant par la jonction du conduit génital et du canal réno-péricardique, × 14. I, branche initiale du rein gauche (avec la communication entre les deux reins marquée par un trait interrompu); II, conduit génital; III, conduit réno-péricardique; IV, branchie; V, oreillette; VI, manteau; VII, pied; VIII, intestin; IX, orifice réno-péricardique droit; X, conduit génital droit; XI, commissure viscérale; XII, branche terminale du rein; XIII, péricarde; XIV, ventricule et rectum.

Digitized by Google

Fig. 198. — *Yoldia hyperborea*, coupe transversale passant par l'ouverture rénale extérieure droite (donc un peu postérieure à la coupe fig. 197), × 14. I, rectum; II et III, branche initiale du rein; IV, branche terminale du rein; V, conduit génital; VI, conduit réno-péricardique; VII, orifice rénal extérieur; VIII, intestin; IX, ovaire; X, pied; XI, branchie; XII, manteau; XIII, orifice réno-péricardique; XIV, conduit génital; XV, commissure viscérale; XVI, branche initiale du rein droit (unie à sa symétrique); XVII, péricarde.

Fig. 199. — *Donax trunculus*, coupe transversale passant par l'orifice génital droit, × 35 (région dorsale centrale). I, manteau; II, rectum; III, péricarde; IV, oreillette; V, commencement du feuillet direct externe de la branchie; VI, feuillet direct interne branchial; VII, réservoir génital; VIII, ovaire; IX, communication des deux réservoirs génitaux; X, commissure viscérale; XI, orifice génital; XII, ventricule; XIII, feuillet réfléchi externe branchial.

Fig. 200. — *Mytilus edulis*, larve jeune, coupe transversale (moitié droite) passant par l'œil larvaire et le ganglion cérébral, × 270. I, foie; II, estomac; III, pied; IV, ganglion cérébral; V, palpes; VI, œil.

Fig. 201 à 203. — Schémas de la partie cérébrale et labiale du système nerveux, vu du côté gauche: 201, chez les Céphalopodes dibranches; 202, chez les Aspidobranches, les Scaphopodes et *Nautilus*; 203, chez les Chitonides. I, commissure buccale supérieure; II, commissure cérébrale; III, commissure stomato-gastrique; IV, commissure labiale.

Fig. 204. — *Odostomia plicata*, coupe sagittale de la glande génitale, vers l'origine du conduit, × 96. I, renflement initial du conduit (rempli de spermatozoïdes); II, glande hermaphrodite.

Fig. 205. — Schéma de *Nucula*, vu ventralement, l'anus en bas. I, ganglion cérébral; II, pied; III, commissure viscérale; IV, manteau; V, anus; VI, branchie; VII, orifice rénal; VIII, ganglion pédieux; IX, ganglion pleural.

Fig. 206. — Schéma de la région anale de *Fissurella*, vue ventralement, l'anus en bas. I, nerf réno-anal; II, branche rénale de ce nerf; III, rein droit; IV, branchie; V, anus; VI, nerf branchial afférent; VII, rein gauche.

Fig. 207. — *Lysidice*, tête, vue du côté gauche, avec le système nerveux central, × 20. I, œsophage; II, rétracteur de la masse buccale; III, pharynx; IV, ganglions de la chaîne abdominale; V, nerf labial; VI, bouche; VII, ganglion cérébral; VIII, tête; IX, œil; X, tentacule médian; XI, tentacule de droite; XII, commissure buccale supérieure; XIII, commissure stomato-gastrique.

Digitized by Google

TABLE DES MATIÈRES.

Pages.

AVANT-PROPOS 3

PREMIÈRE PARTIE.

MORPHOLOGIE.

I. Chitonidæ 7
II. Docoglosses 33
III. Rhipidoglosses :
I° *Scissurella*. 39
II° *Fissurellidæ* 41
III° *Trochidæ* 45
IV. Nautilus 54
V. Dentalium 58
VI. Lamellibranches Protobranches. 61
VII. Résumé :
I° *Amphineures en général*. 63
II° *Aspidobranches en général* 64
III° *Mollusques archaïques en général* 70

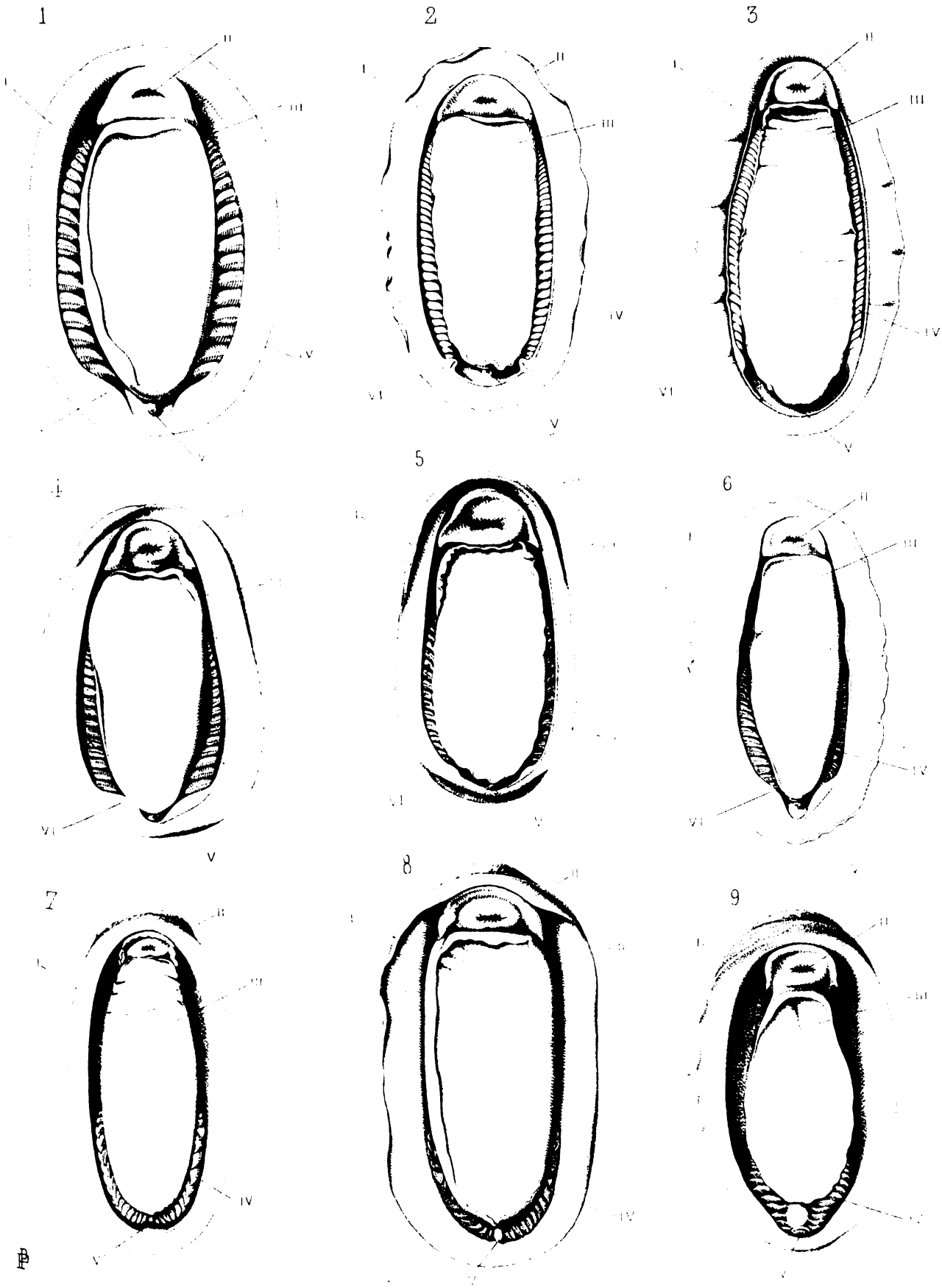
SECONDE PARTIE.

PHYLOGÉNIE.

I. Relations des Mollusques entre eux :
I° *Affinités des Docoglosses et des Rhipidoglosses* 74
II° *Affinités des Pyramidellidæ et origine des Euthyneures* 77
III° *Affinités des Scaphopodes* 78
IV° *Affinités des Amphineures* 79
II. Affinités des Mollusques archaïques et des Annélides Polychètes errantes, et origine des Mollusques. 83
III. Résumé 87

Digitized by Google

Digitized by Google

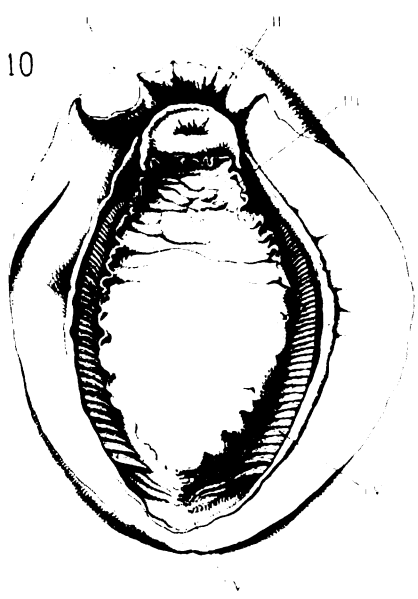


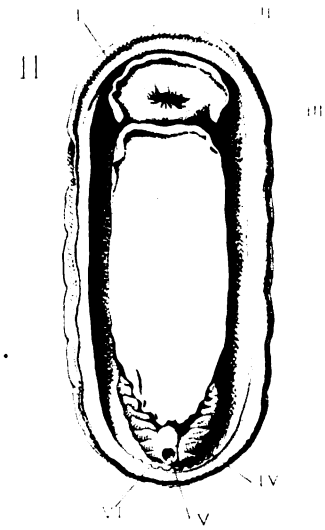
Paul Pelseneer del

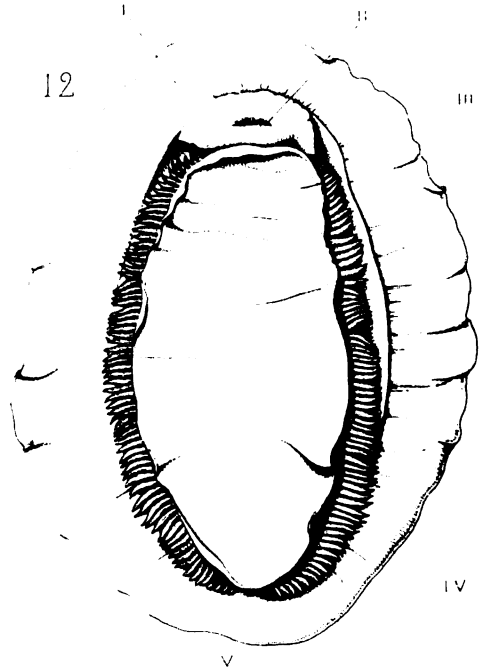
Imp. Berthaud

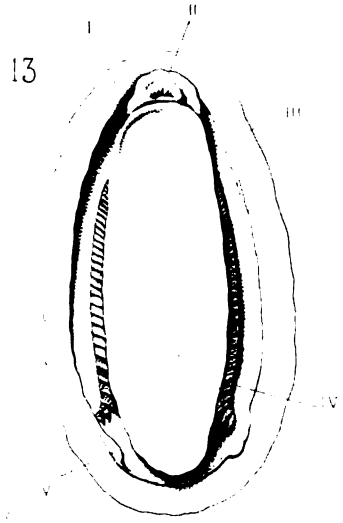
Digitized by Google

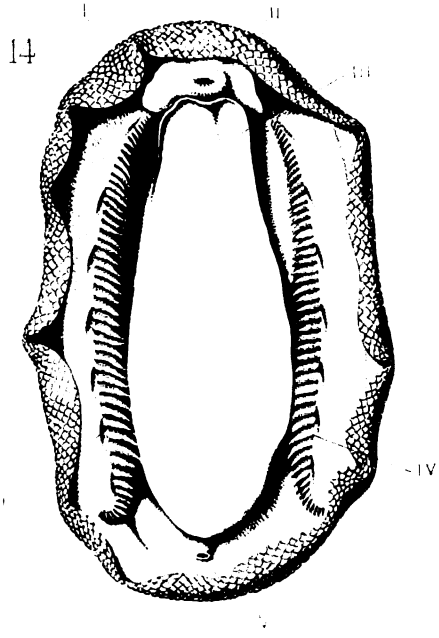
Digitized by Google

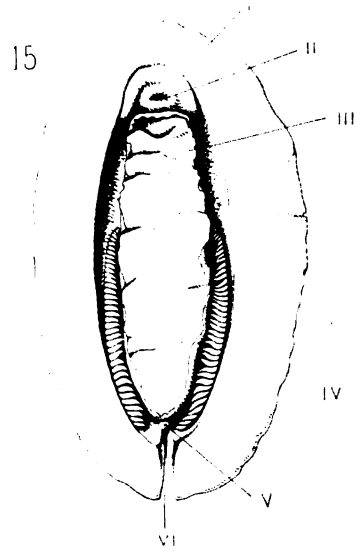


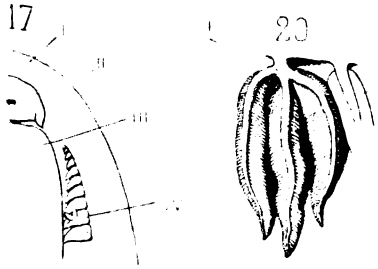


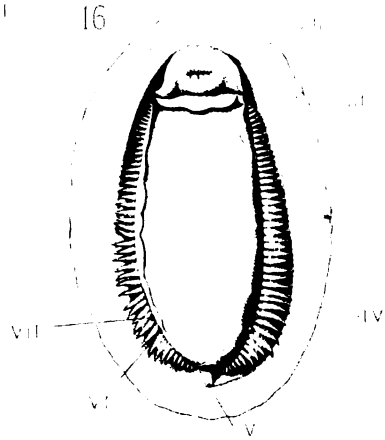


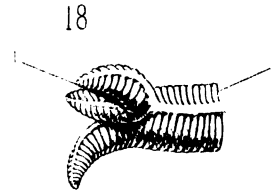


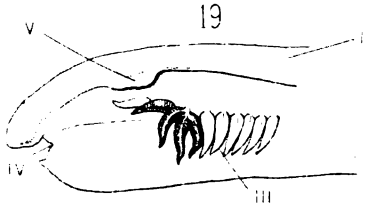










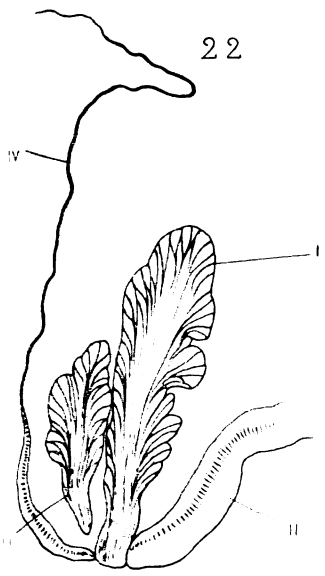


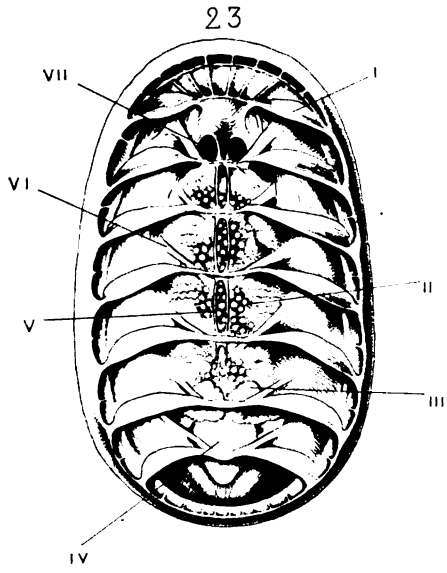
Paul Pelseneer del

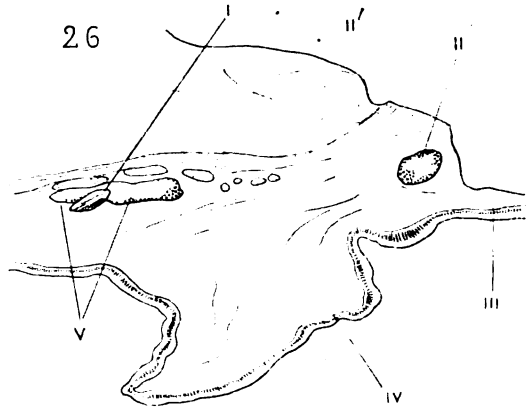
Imp. Bertrand

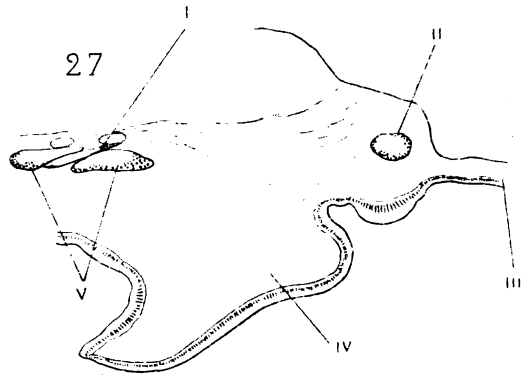
Digitized by Google

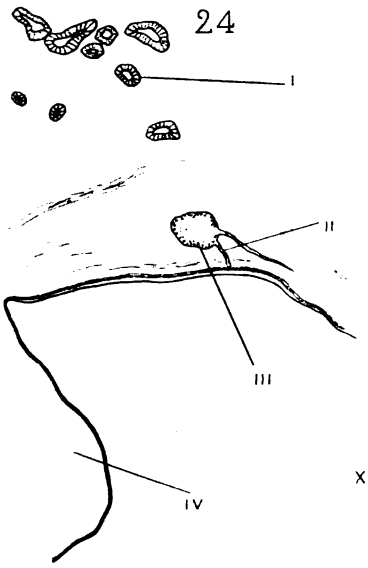
Digitized by Google

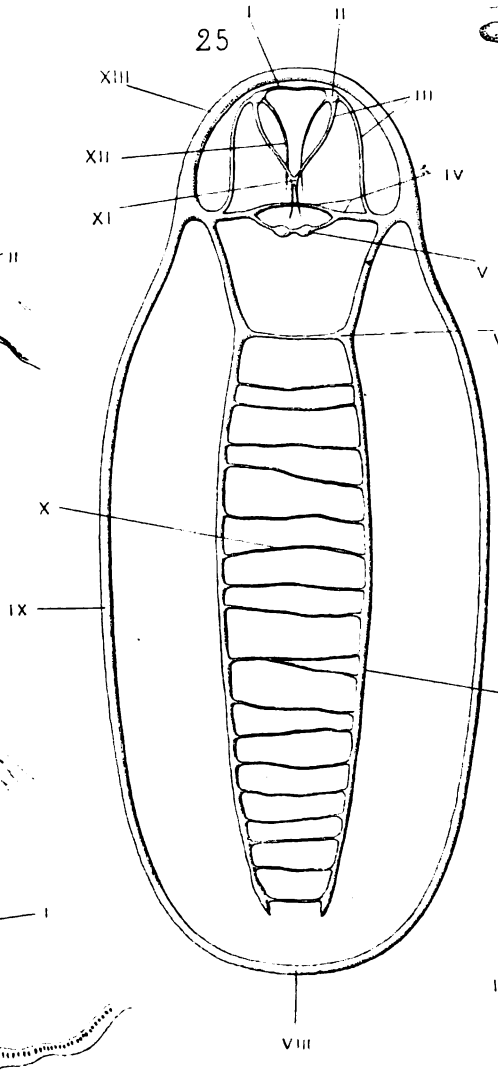


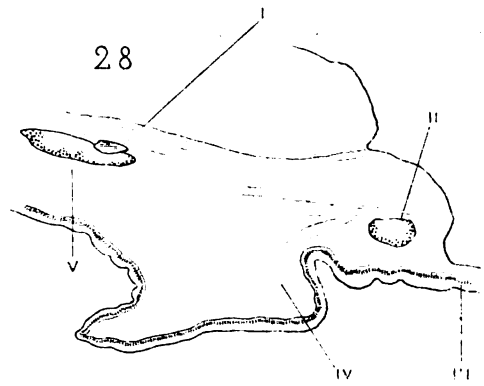


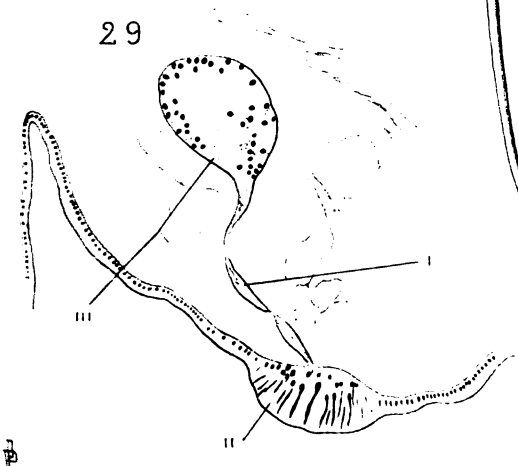


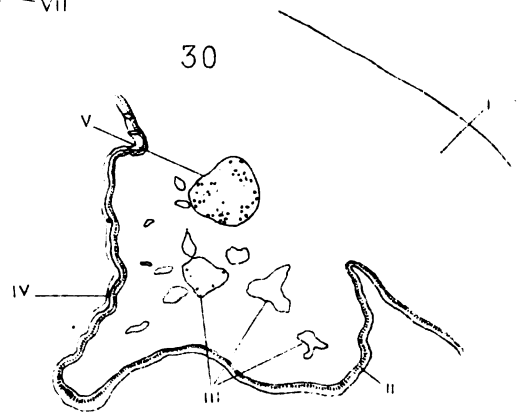










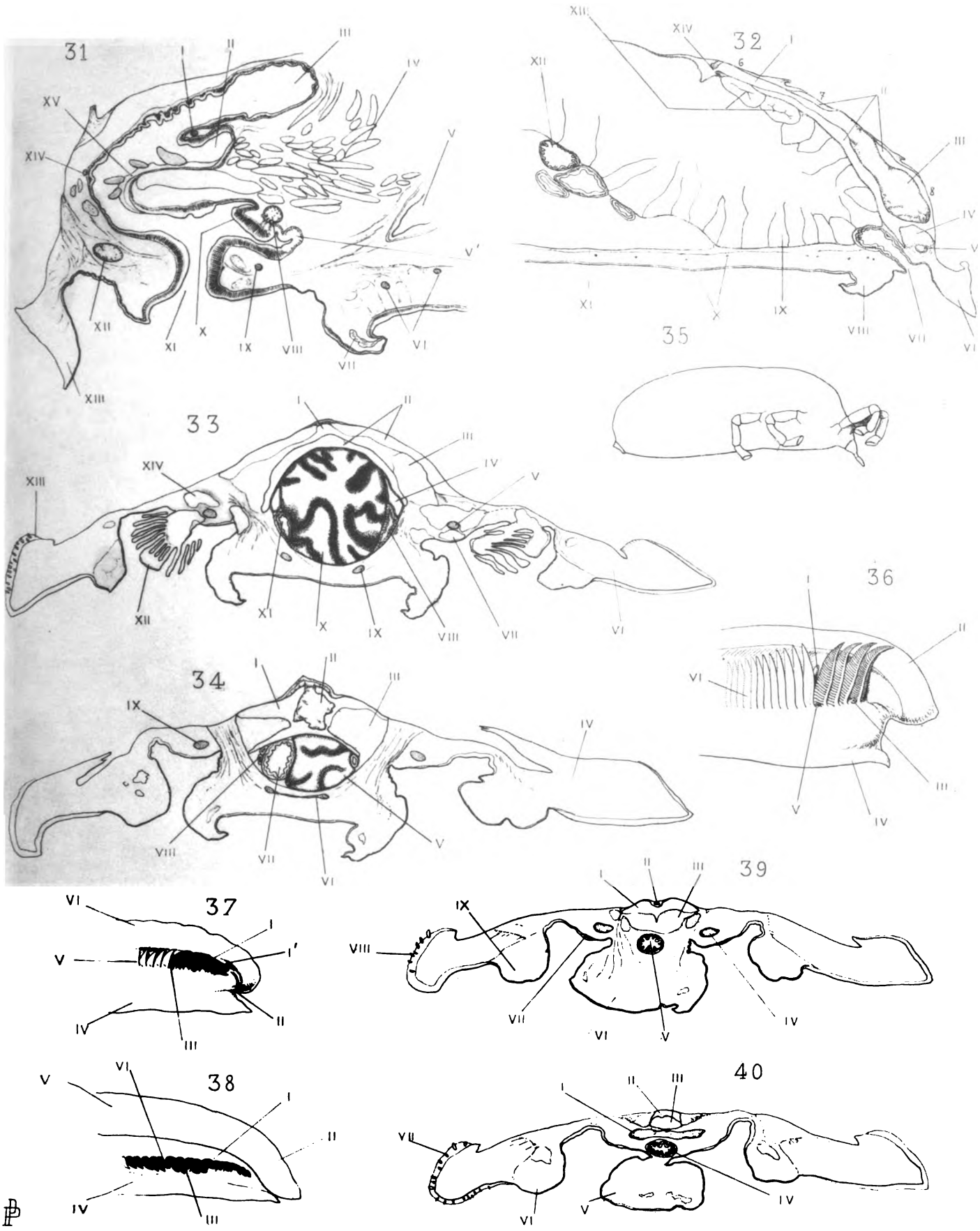


Paul Pelseneer del

Imp. Berthaud

Digitized by Google

Digitized by Google

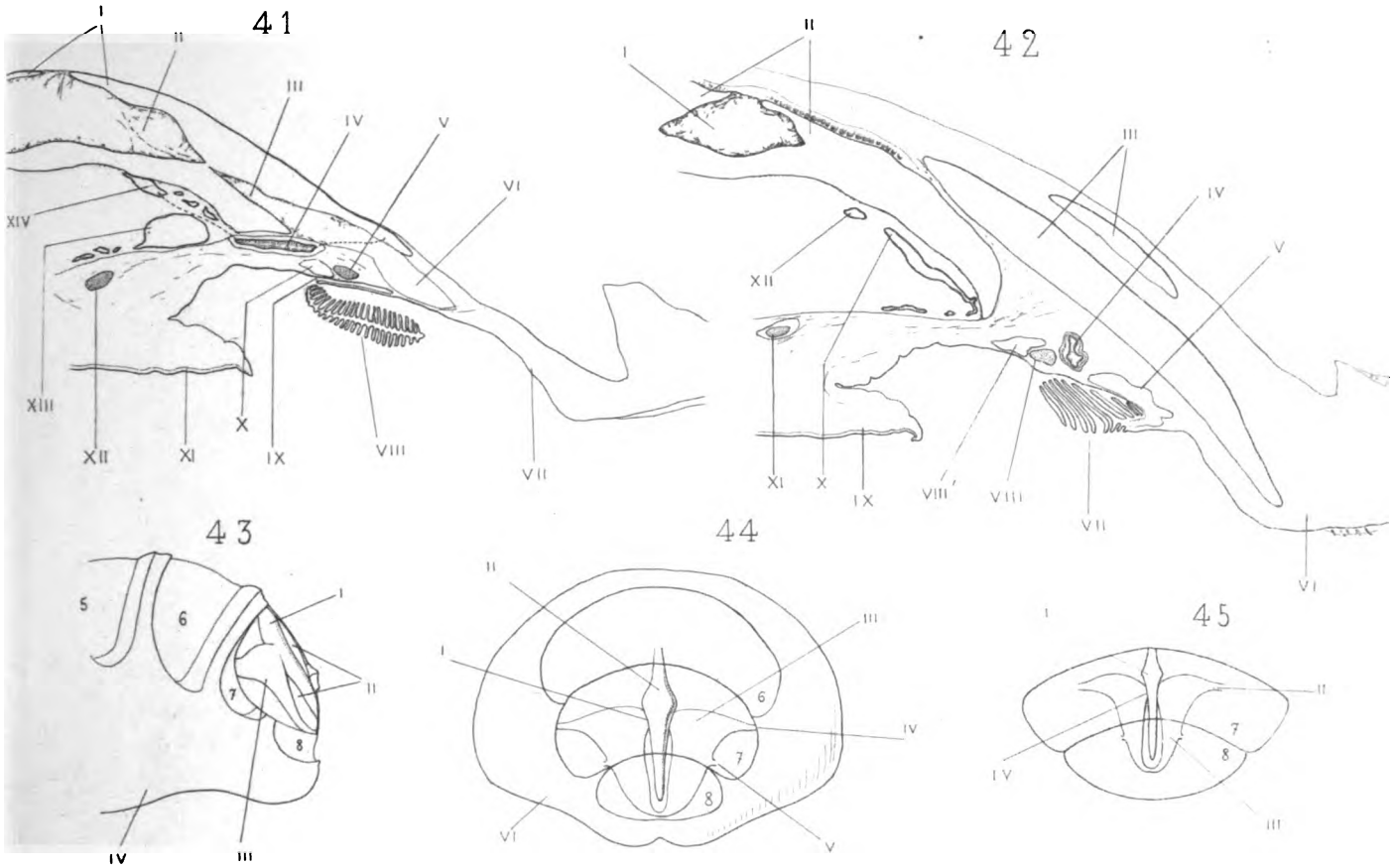


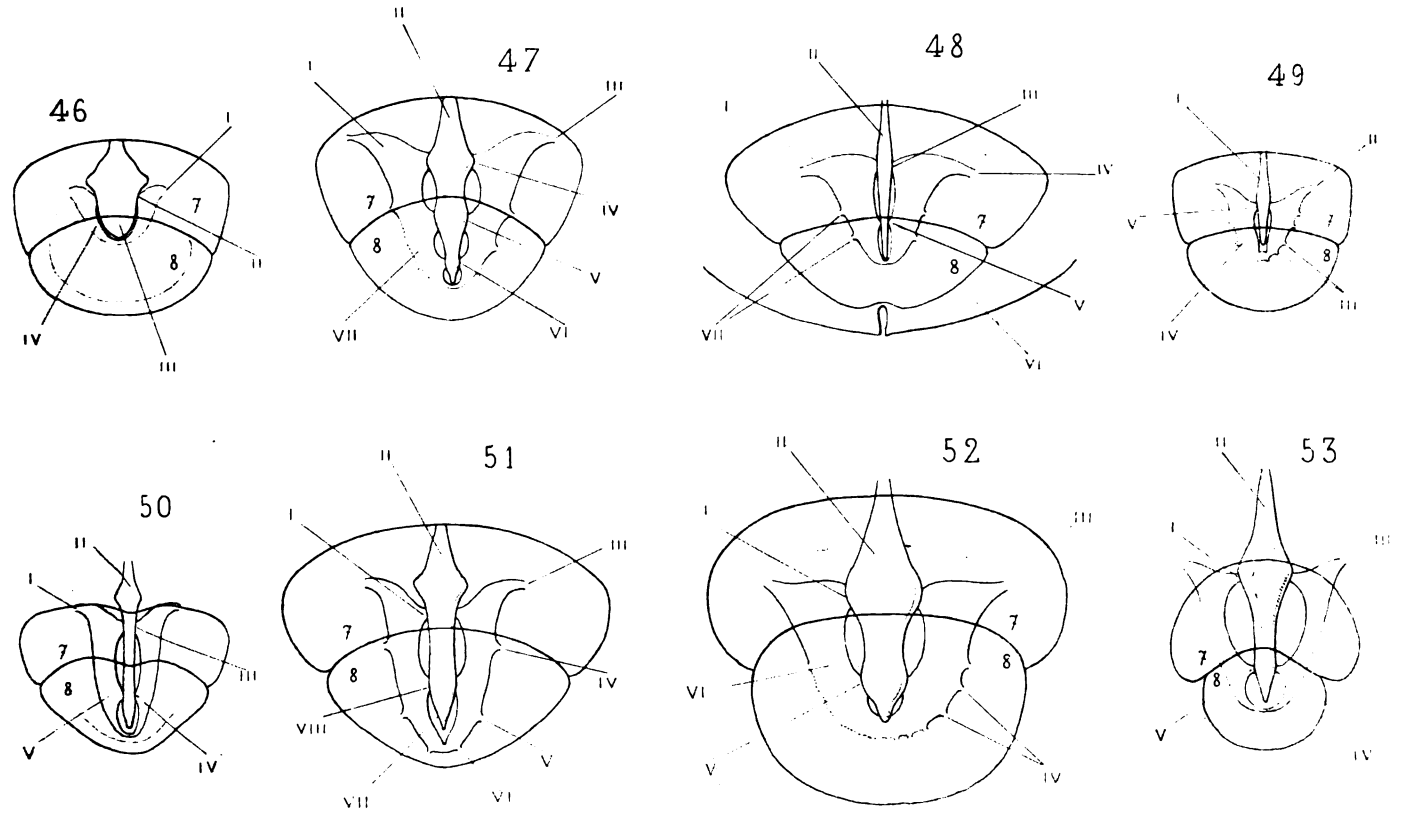
Paul Pelseneer del.

Imp. Lahure

Digitized by Google

Digitized by Google



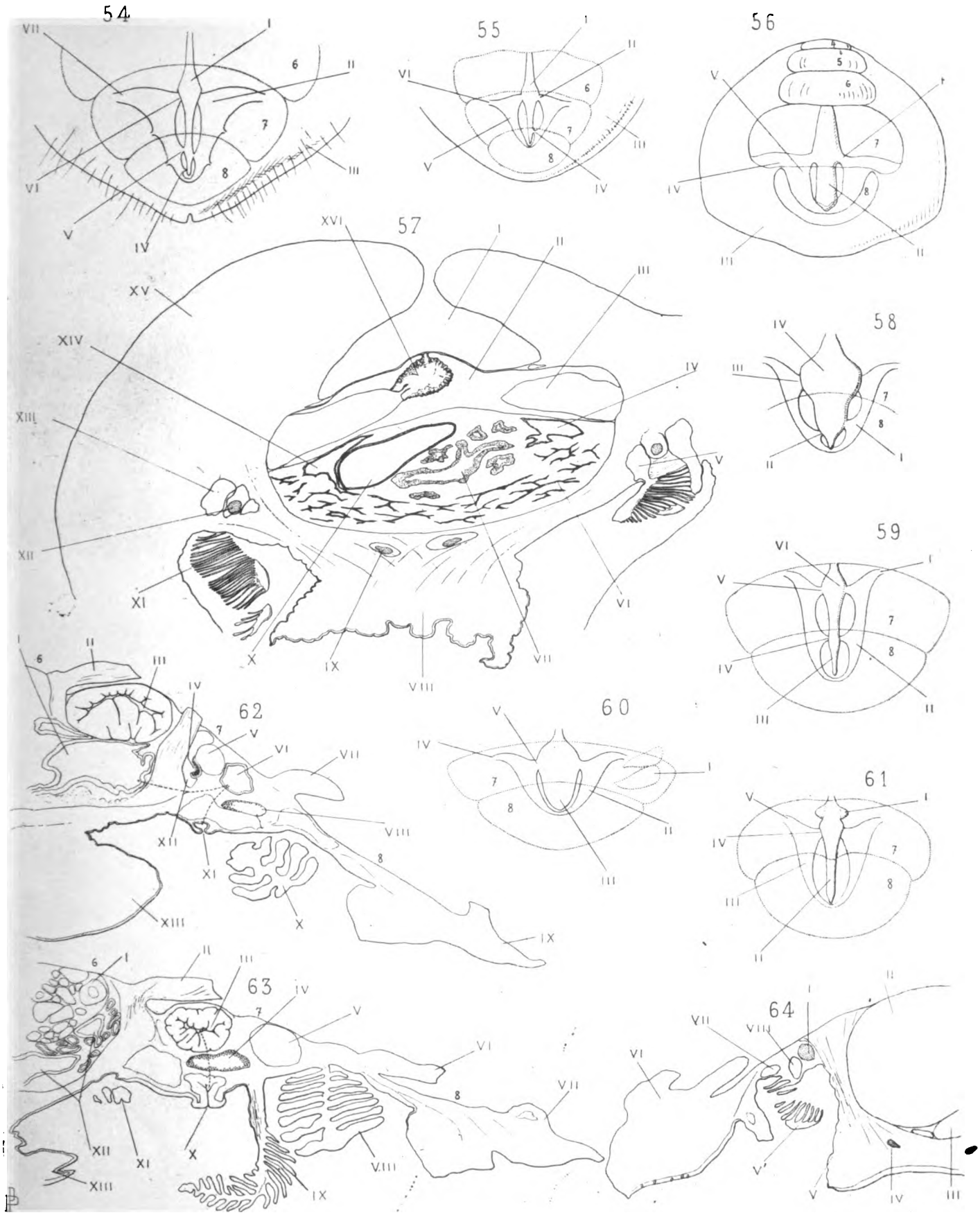


Paul Persenaer del

Imp. Berthaud

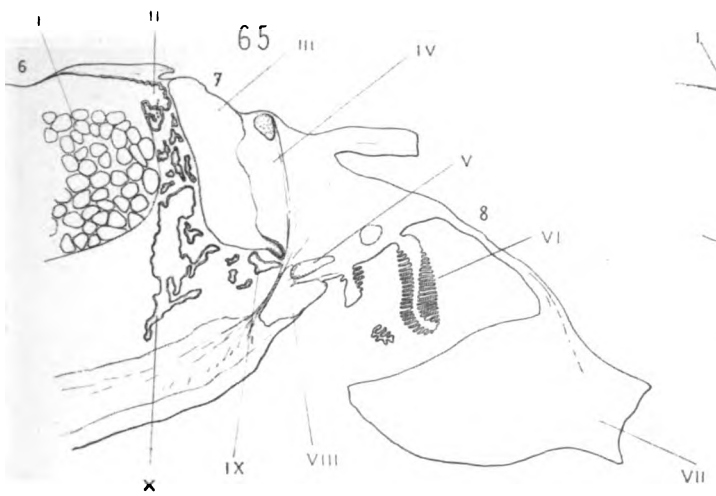
Digitized by Google

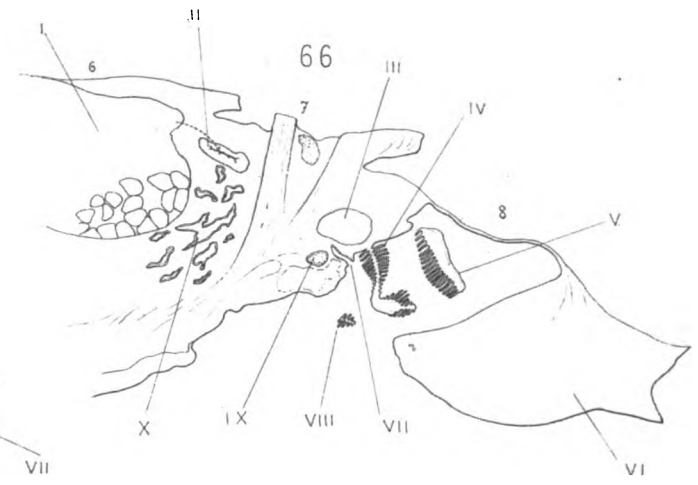
Digitized by Google

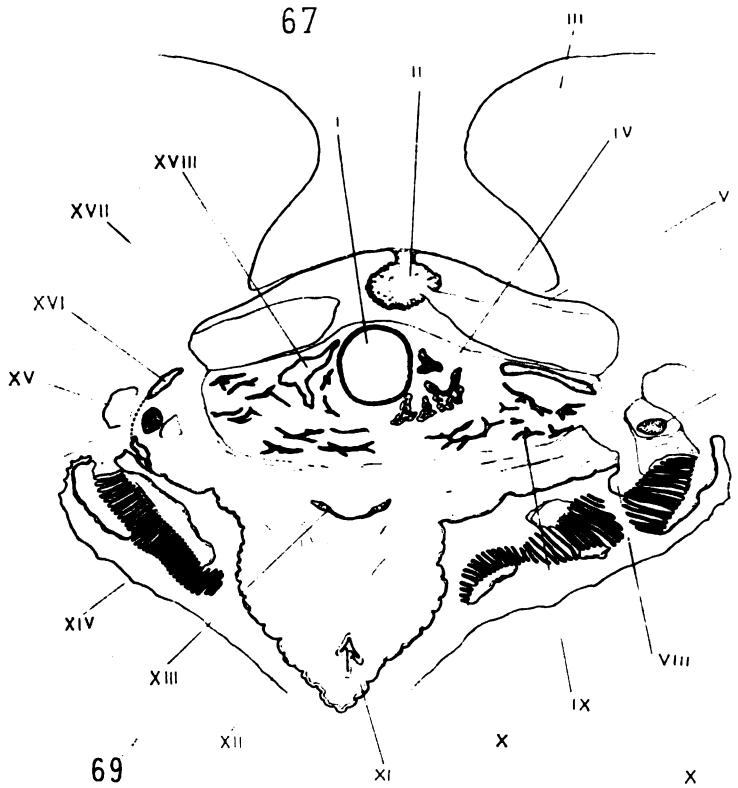


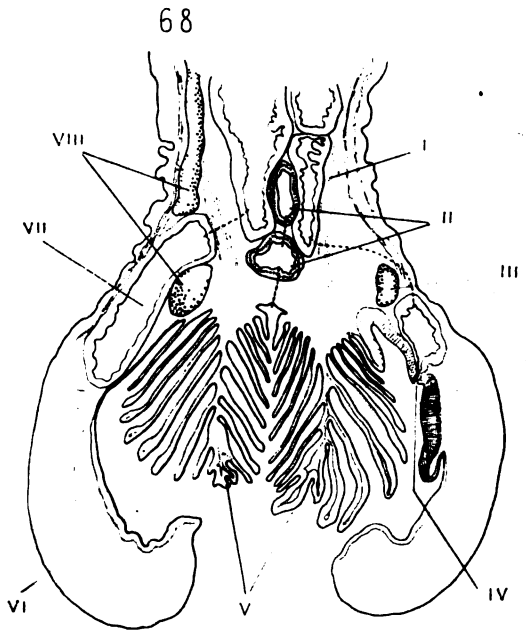
Digitized by Google

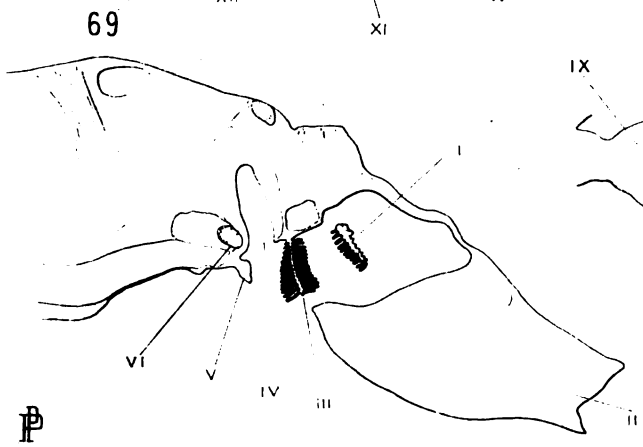
Digitized by Google

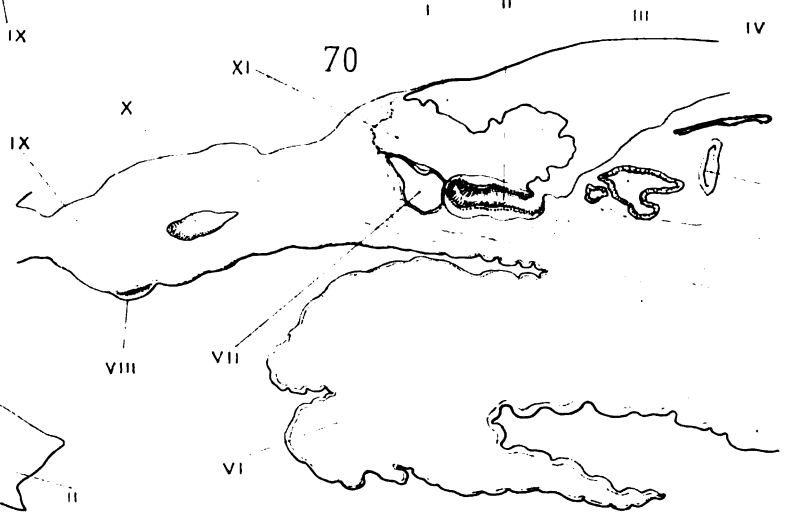










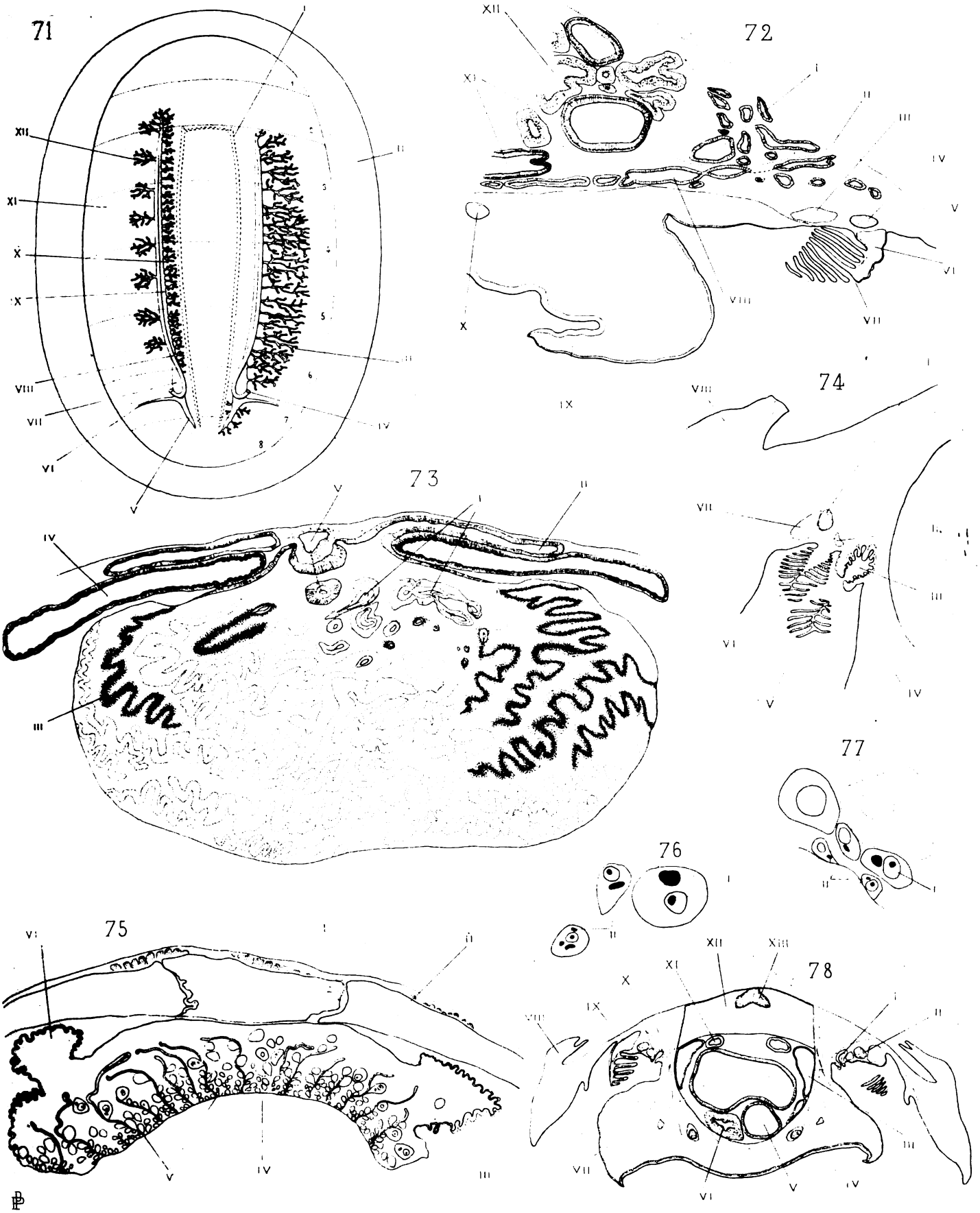


Paul Pelseneer del

Imp. Berhaud

Digitized by Google

Digitized by Google

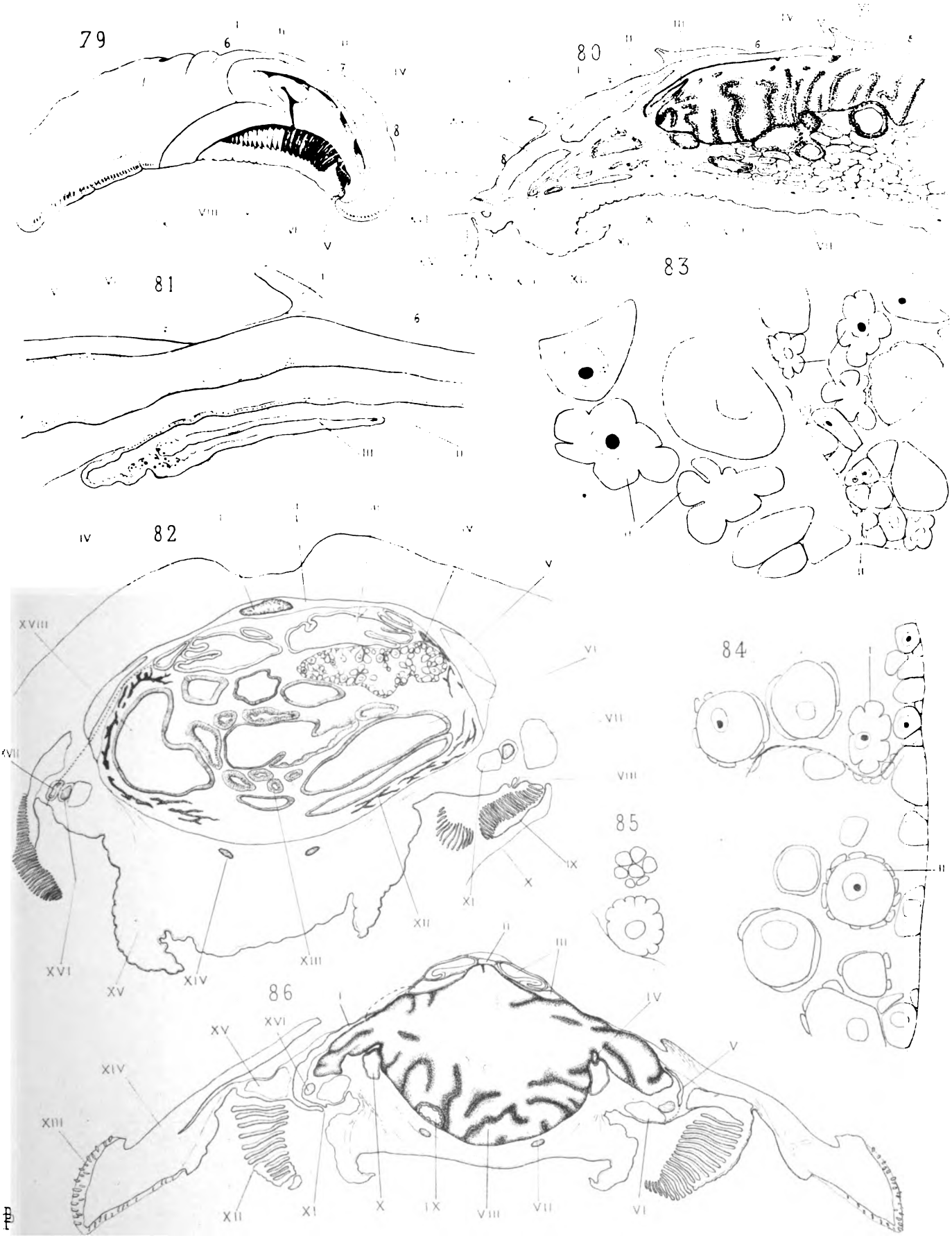


Paul Pelseneer del.

Imp. Bertrand

Digitized by Google

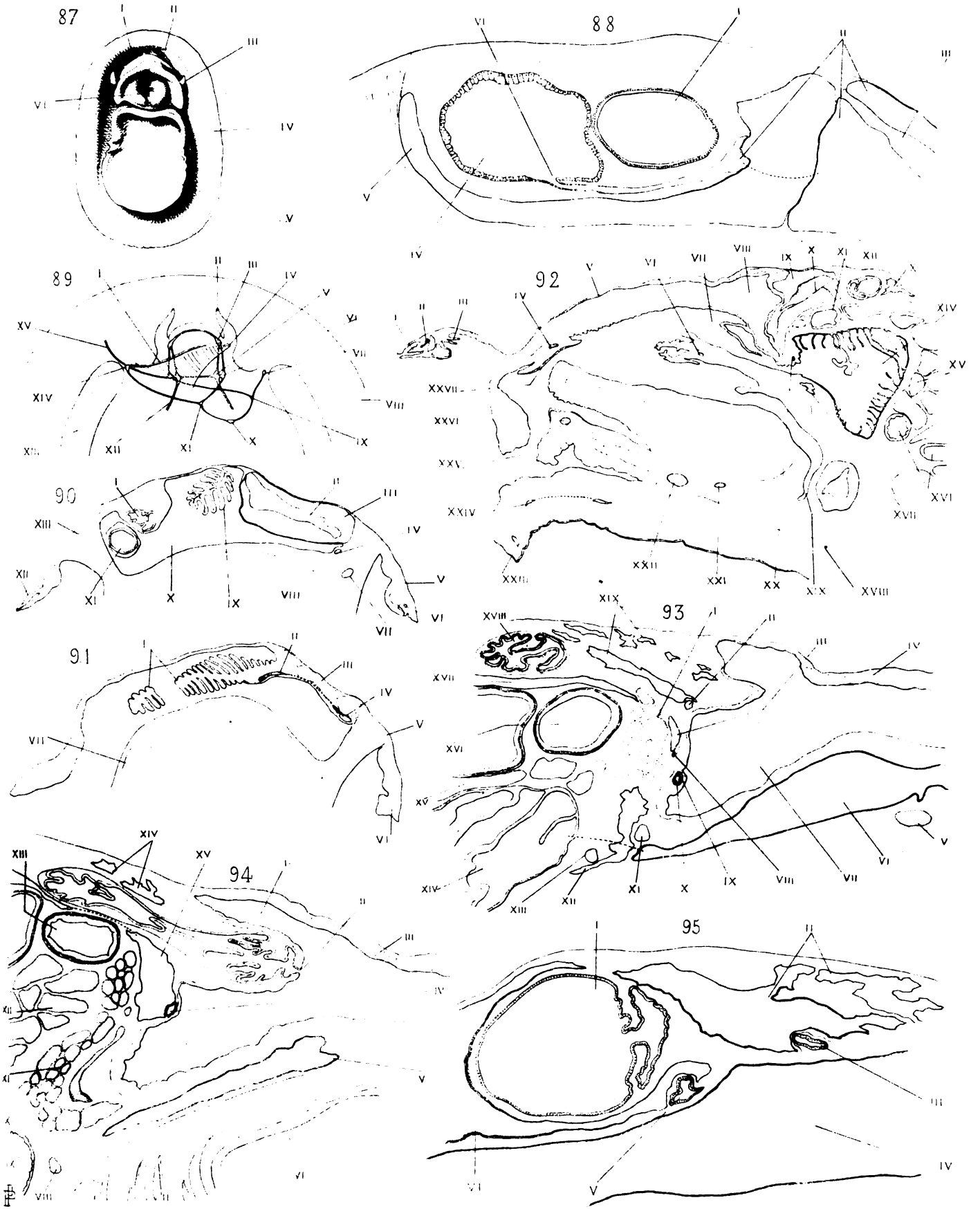
Digitized by Google



Paul Pelseneer del. Imp. Bertnaud

Digitized by Google

Digitized by Google

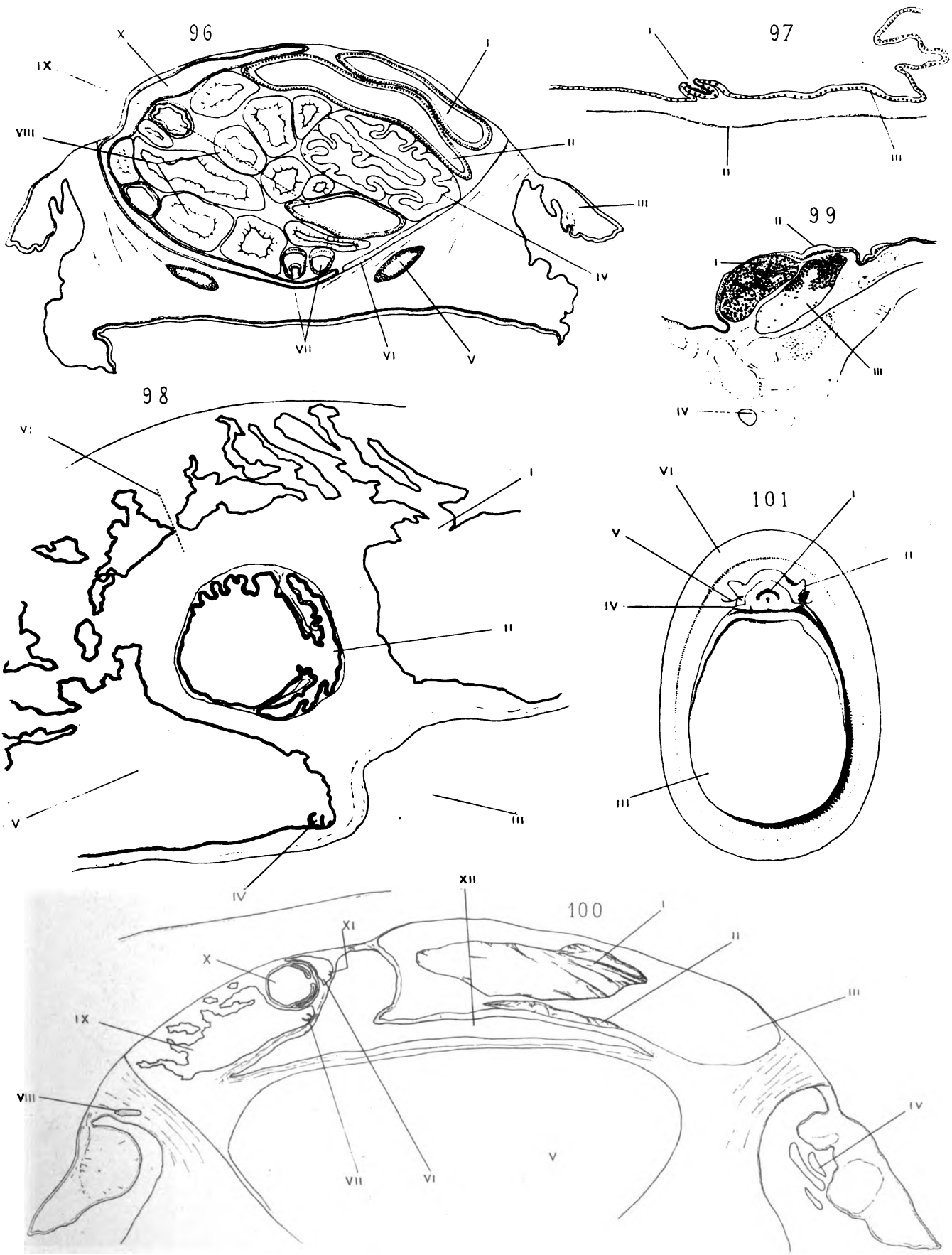


Paul Pelseneer del

Imp. Berthaud

Digitized by Google

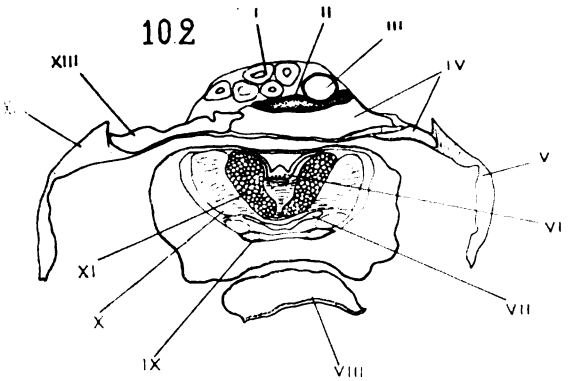
Digitized by Google

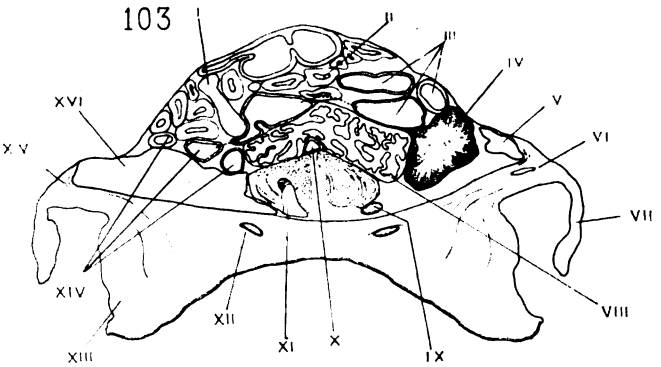


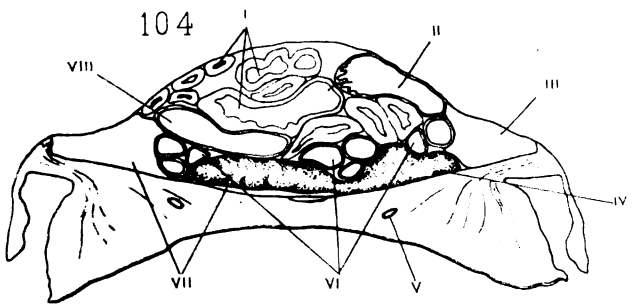
Paul Pelseneer del. Imp. Berthaud

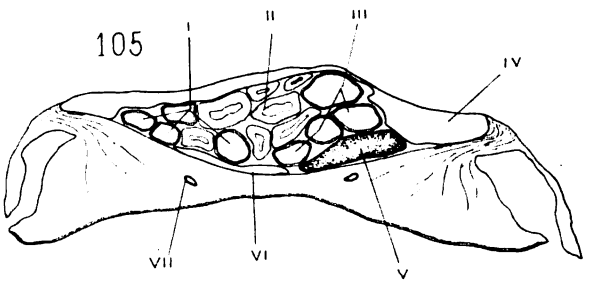
Digitized by Google

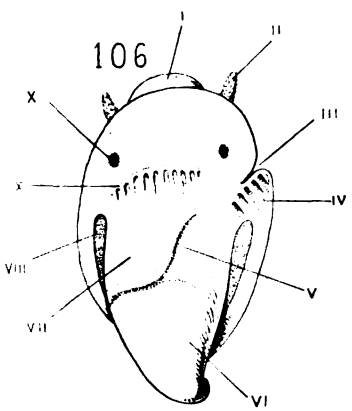
Digitized by Google

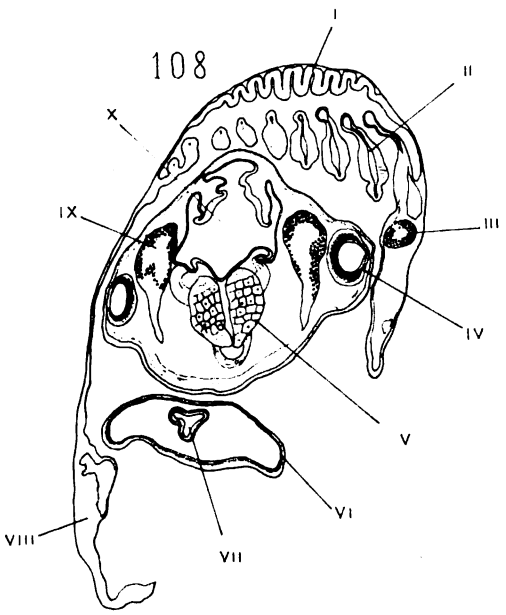


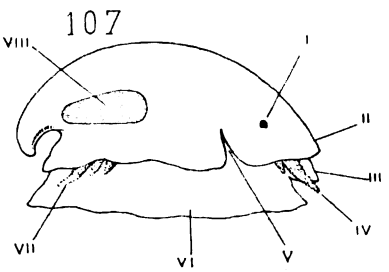


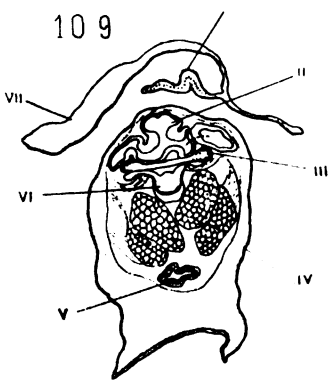


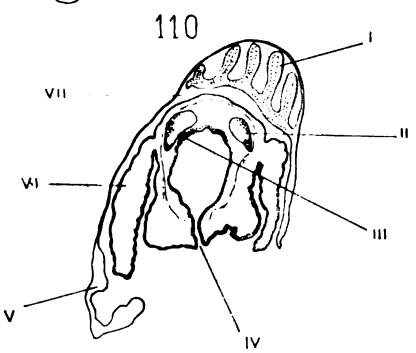


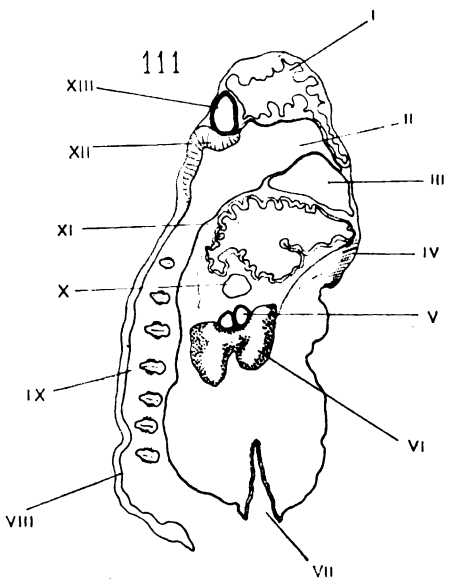






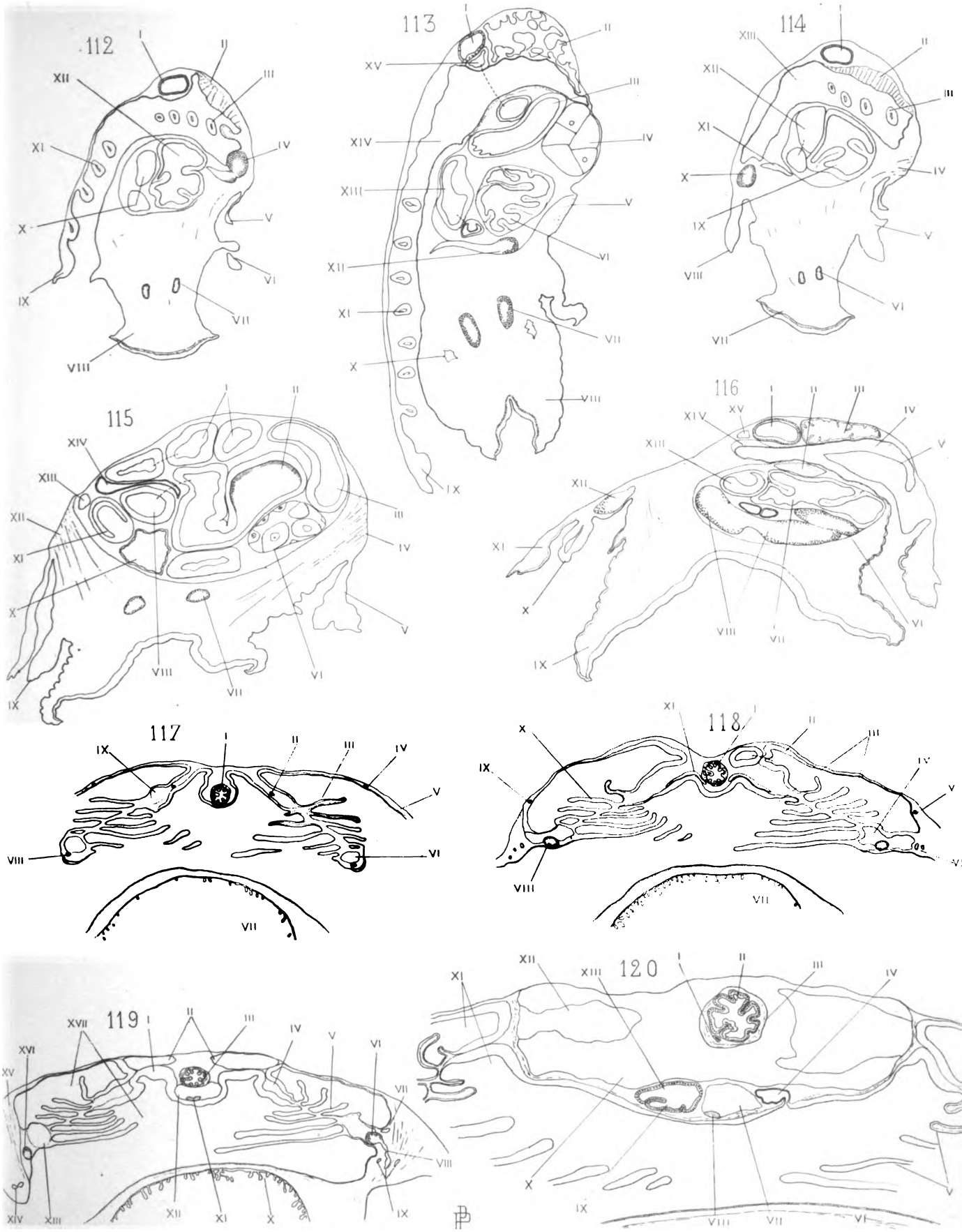






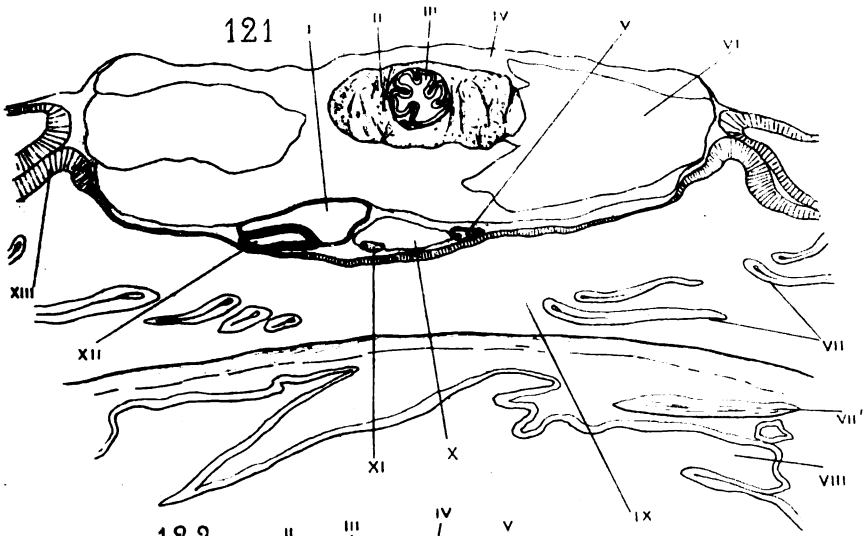
Digitized by Google

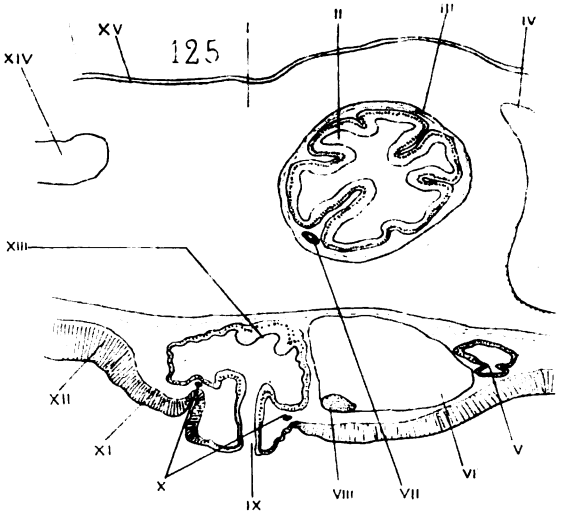
Digitized by Google

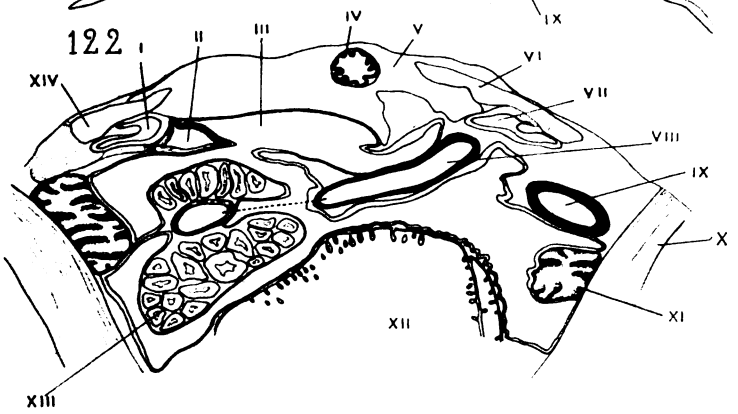


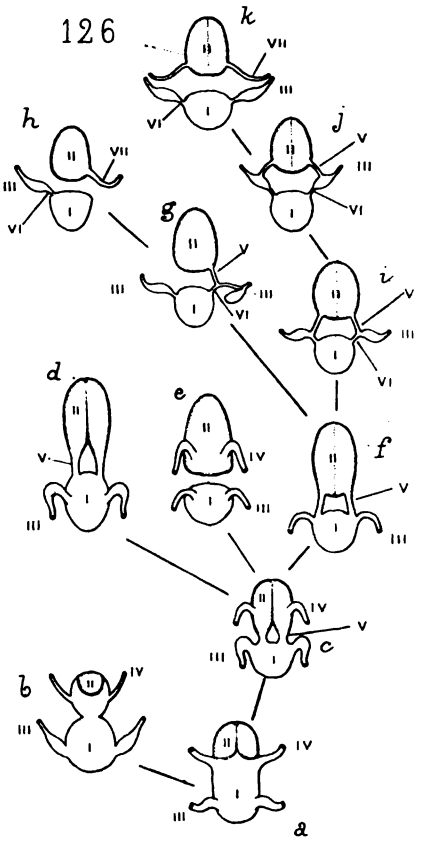
Digitized by Google

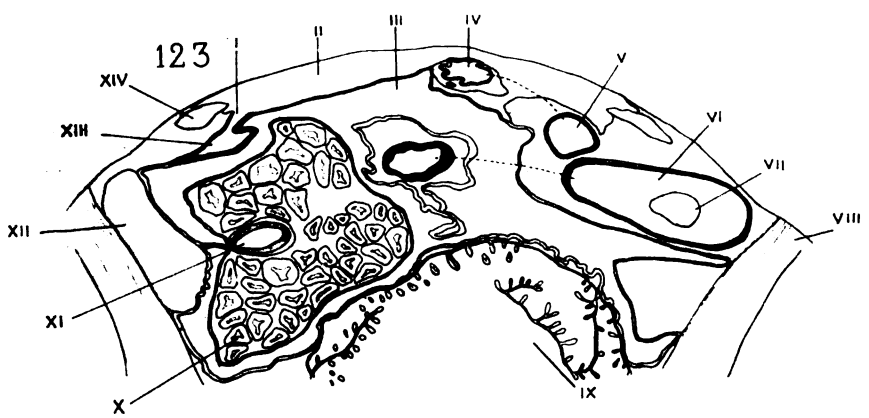
Digitized by Google

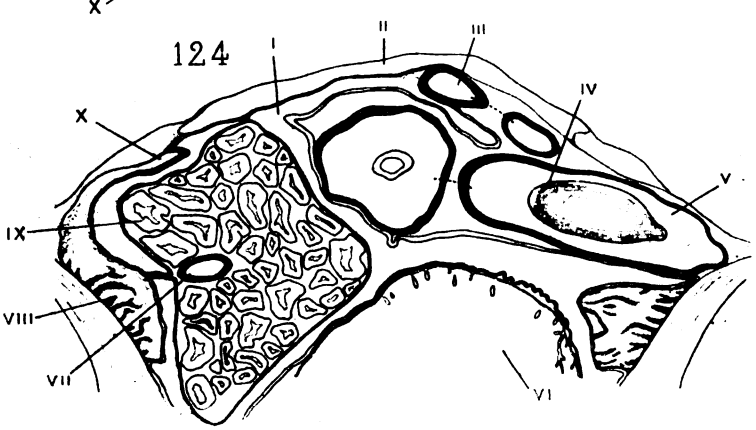


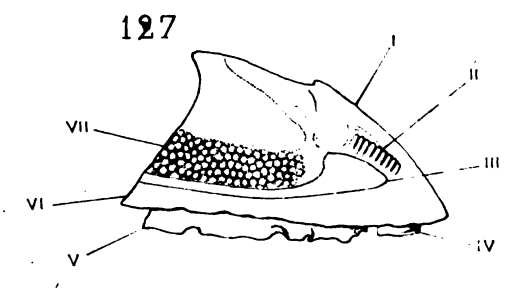








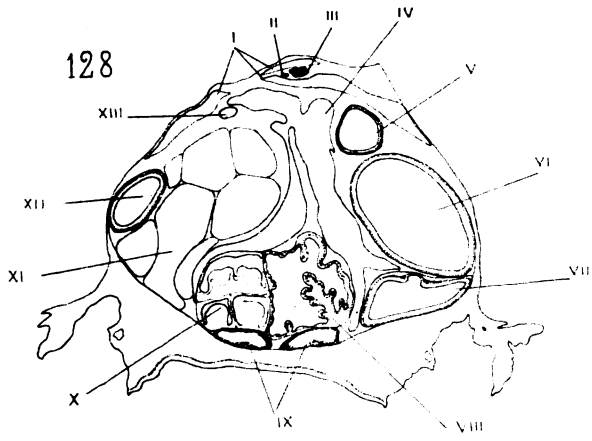


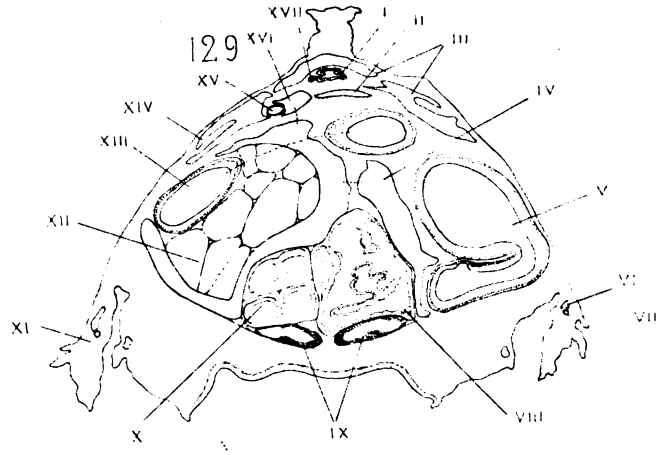


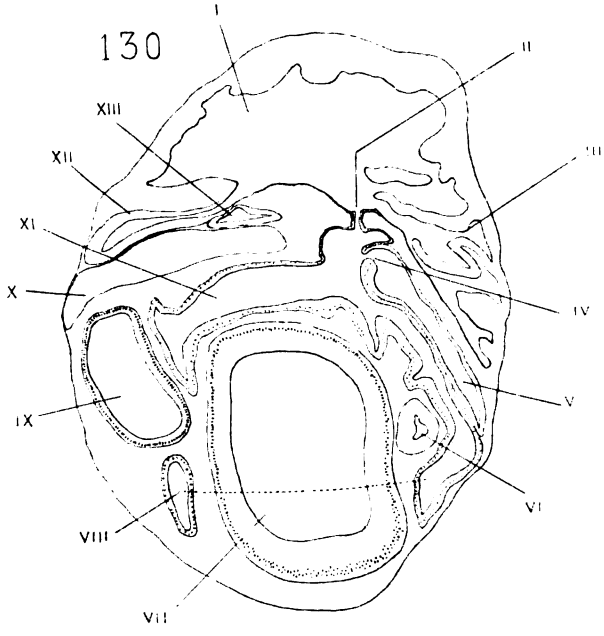
Paul Pelseneer del. Imp. Bernard

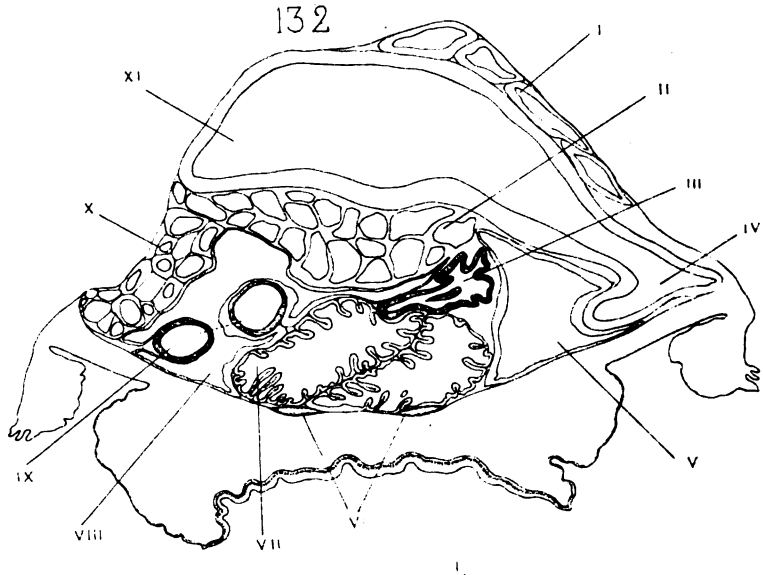
Digitized by Google

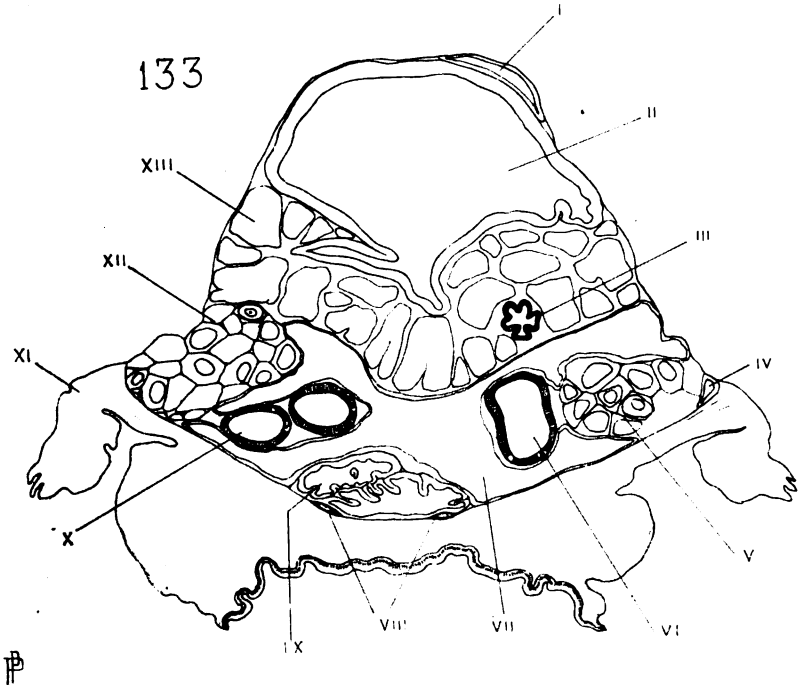
Digitized by Google

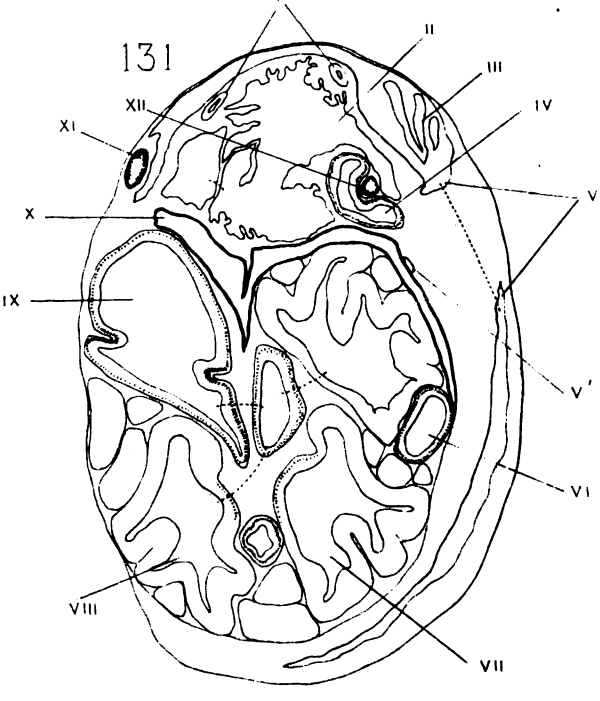












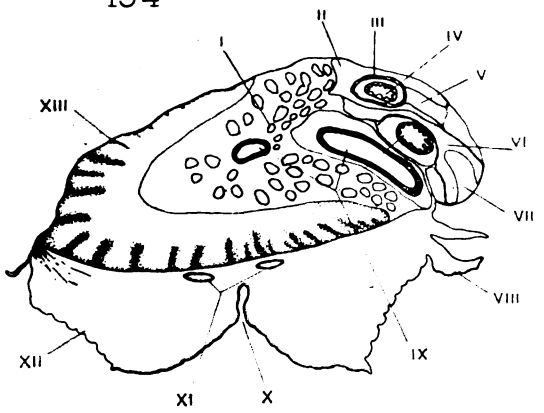
Paul Pelseneer del

Imp. Bernaud

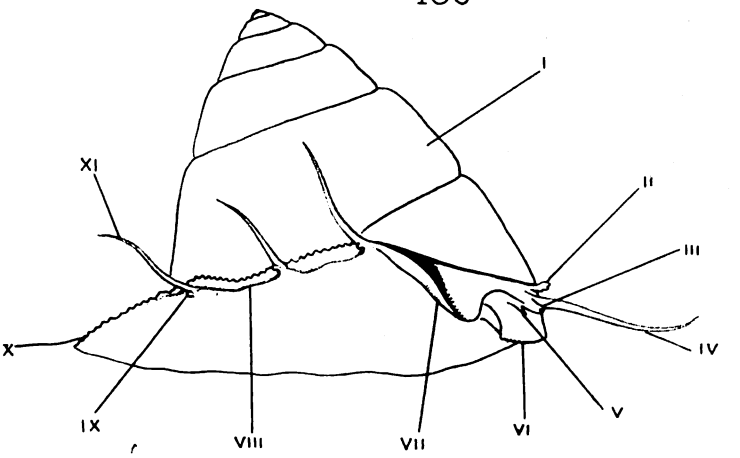
Digitized by Google

Digitized by Google

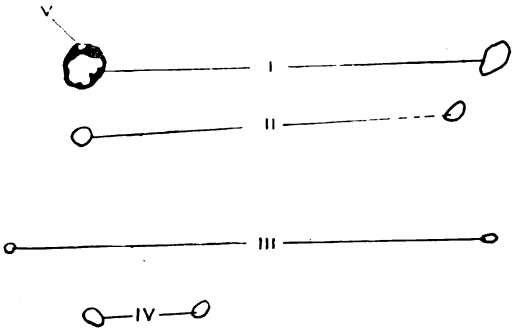
134



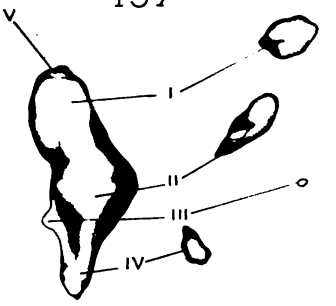
135



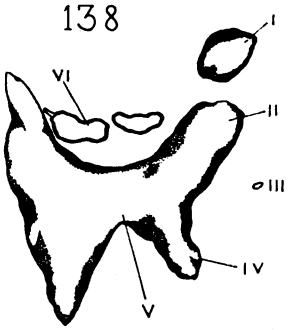
136



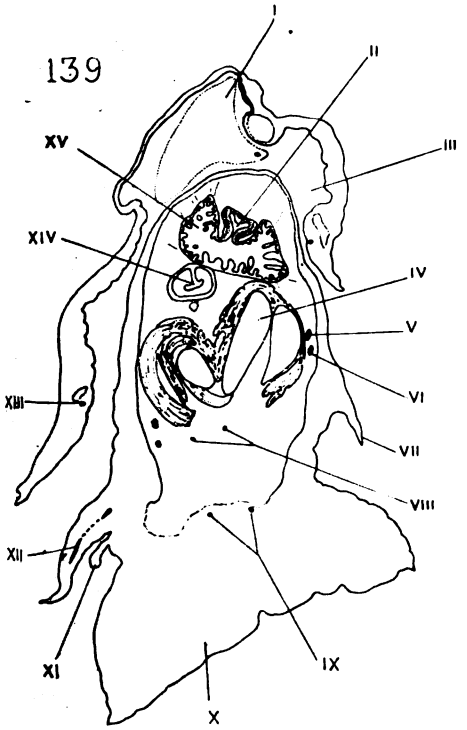
137



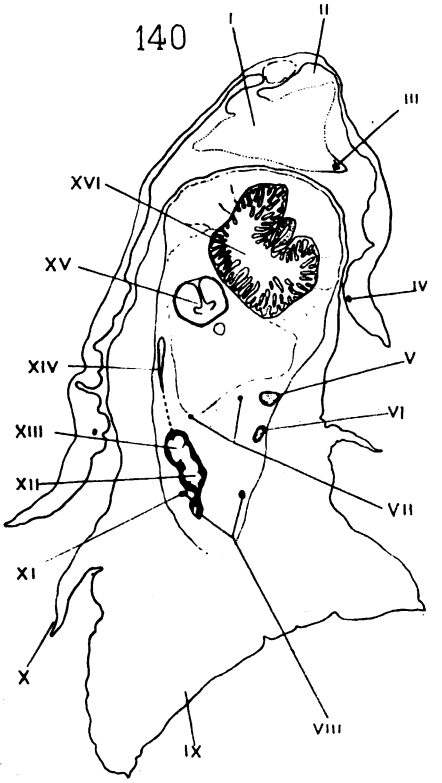
138



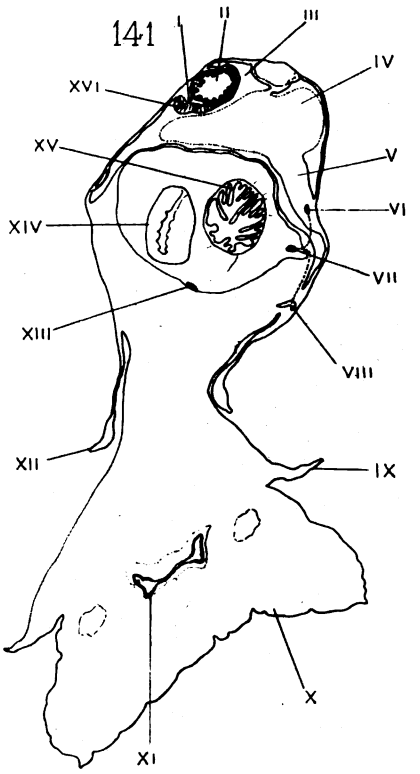
139



140



141



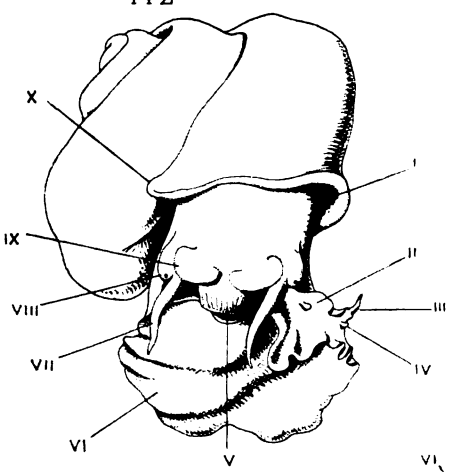
Paul Pelseneer del

Imp. Berthaud

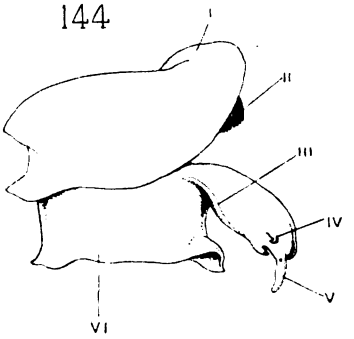
Digitized by Google

Digitized by Google

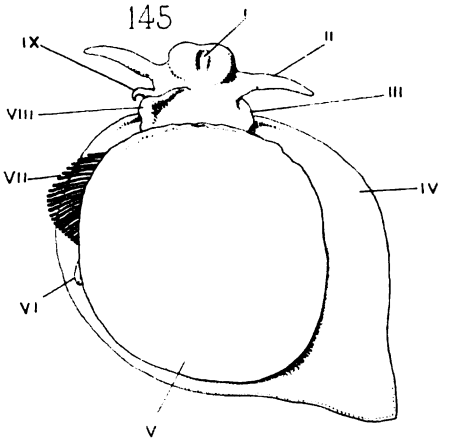
142



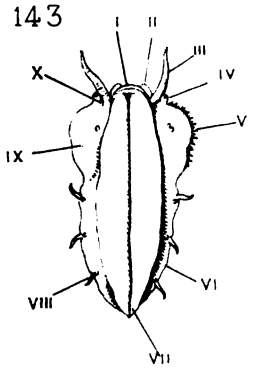
144



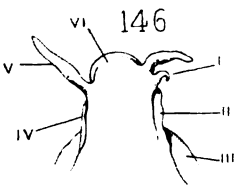
145



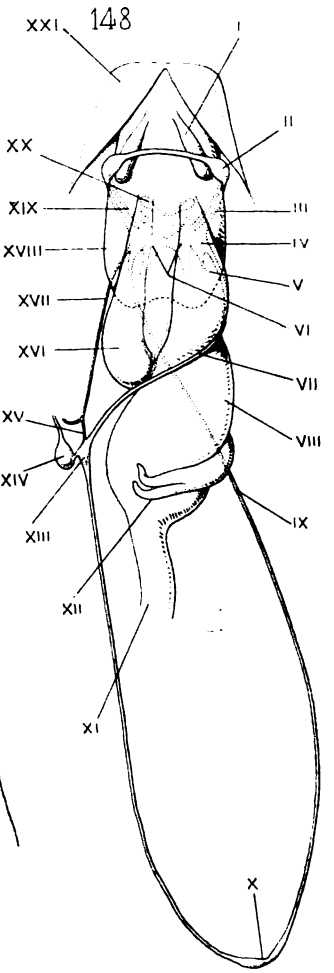
143



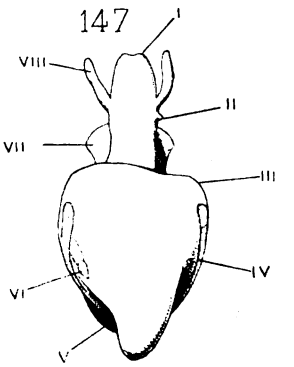
146



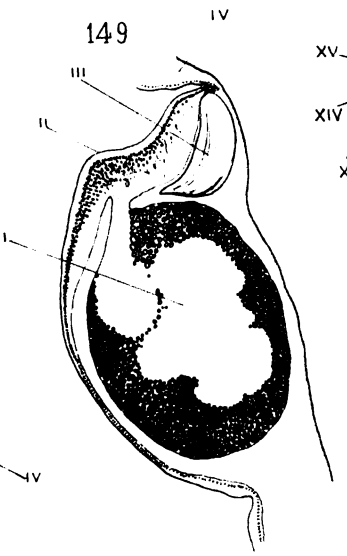
148



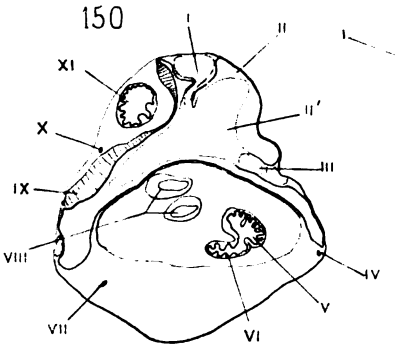
147



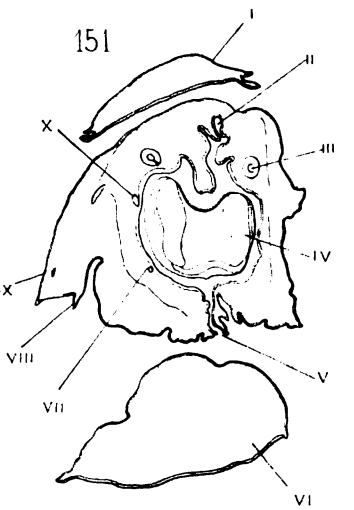
149



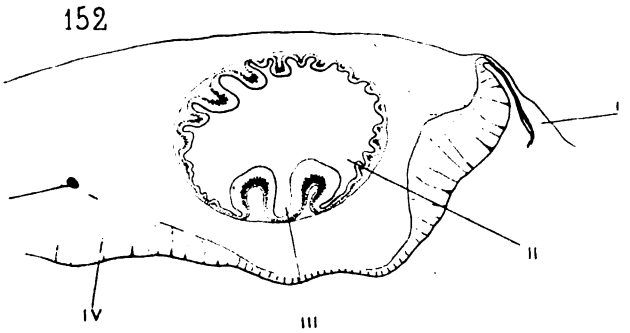
150



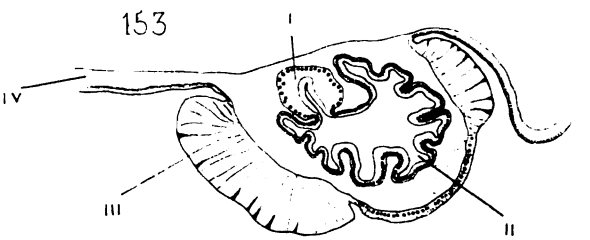
151



152



153

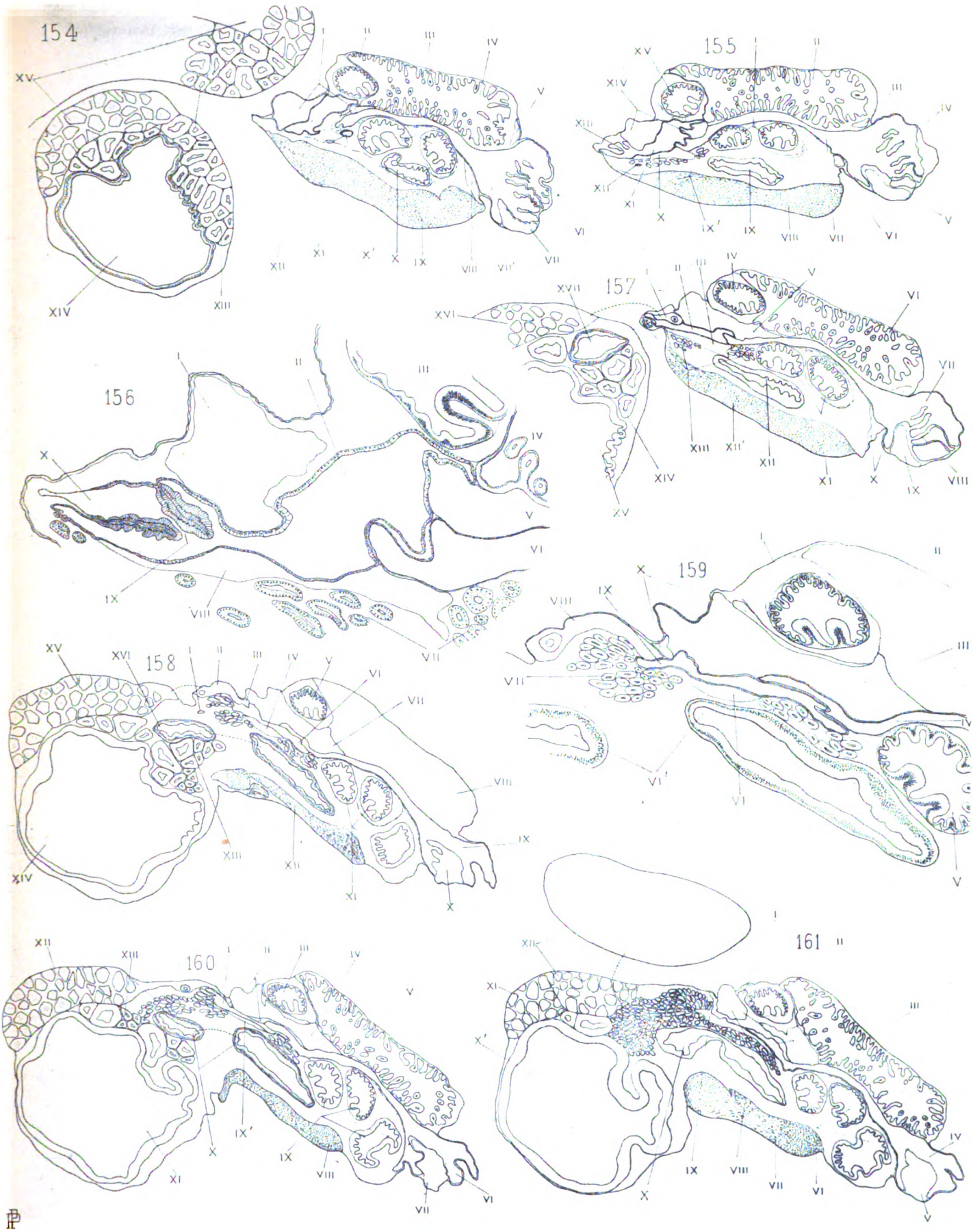


Paul Pelseneer del

Imp. Berthaud

Digitized by Google

Digitized by Google

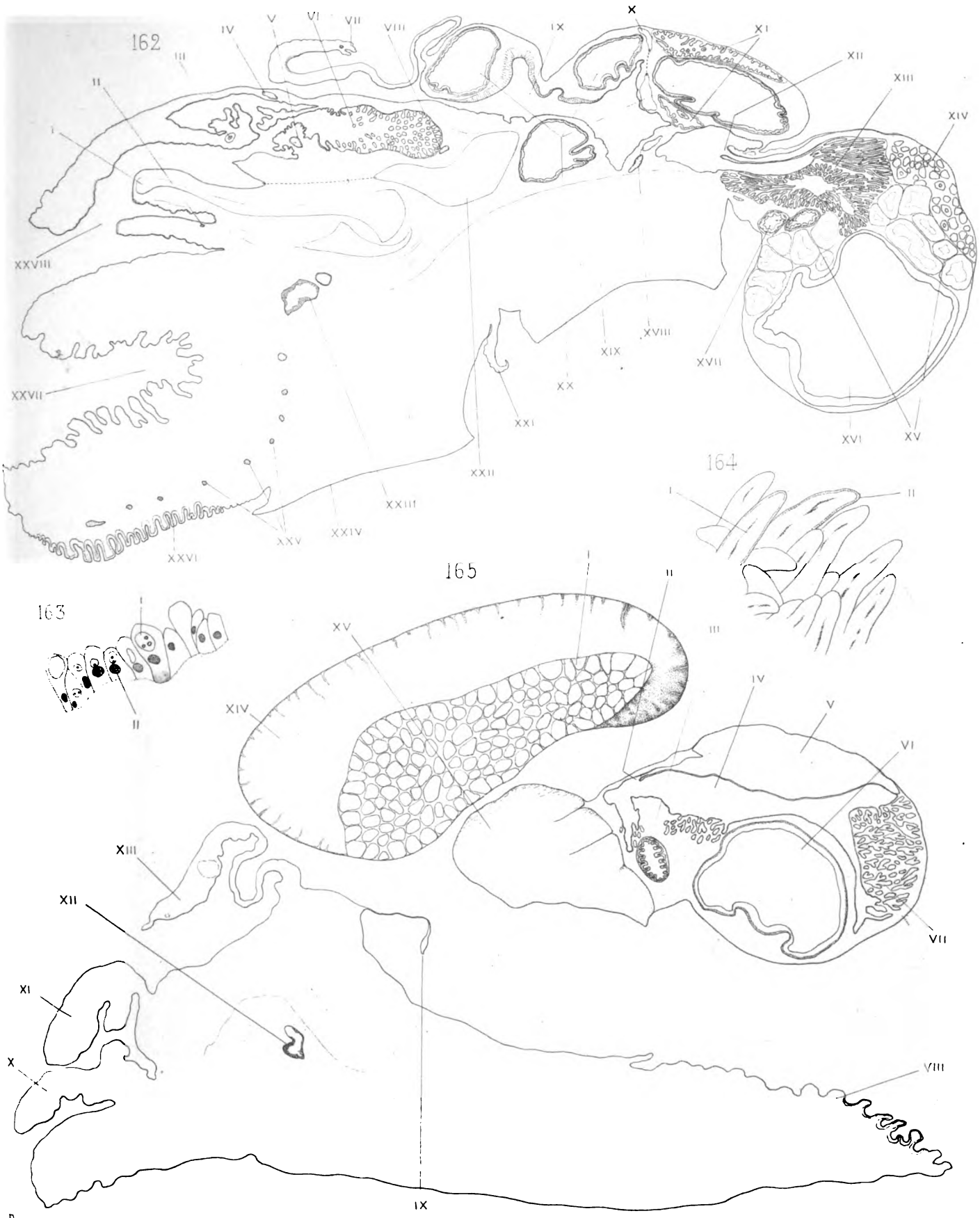


Paul Pelseneer del.

Imp. Berthaud

Digitized by Google

Digitized by Google

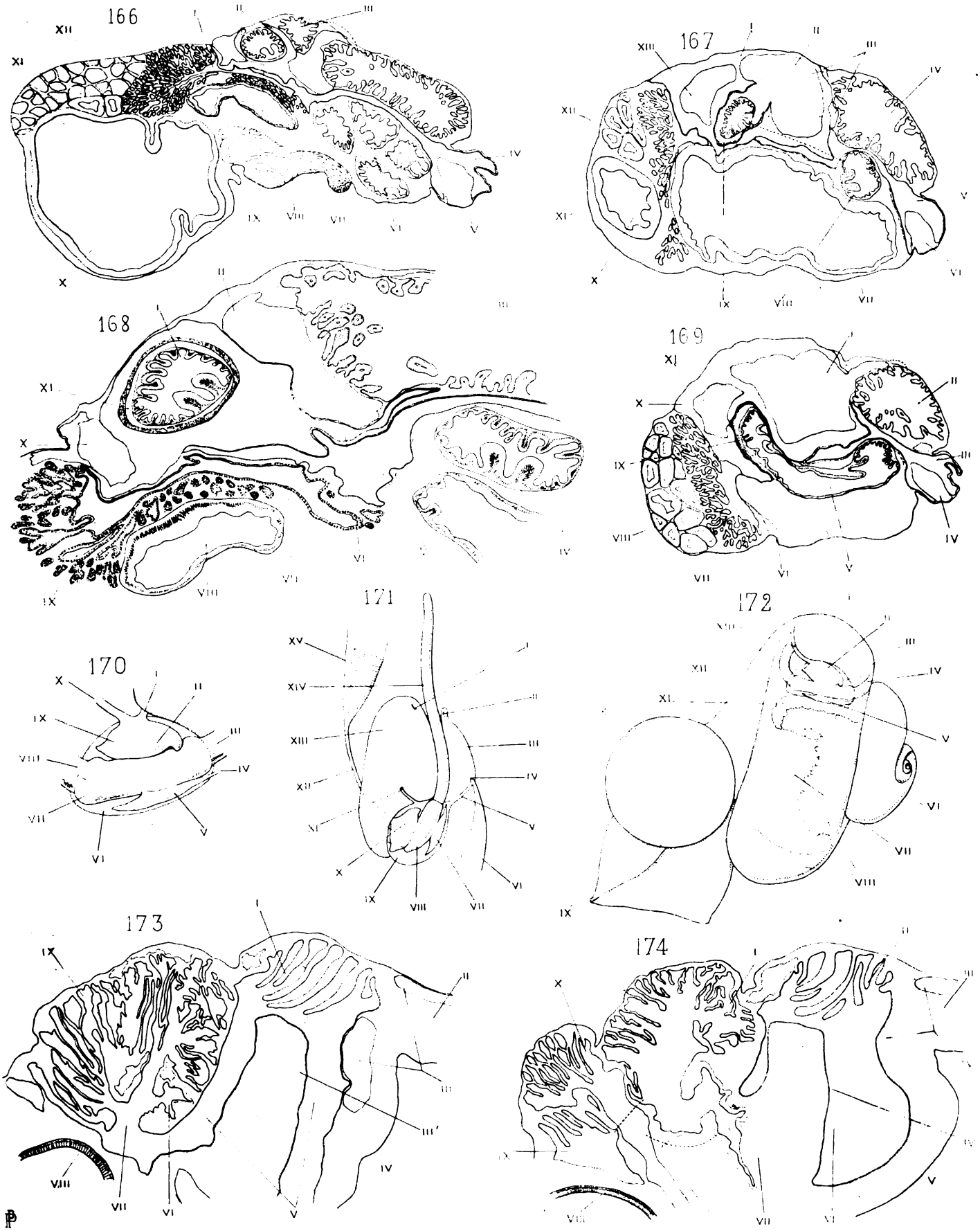


Paul Pelseneer del

Imp. Berthaud

Digitized by Google

Digitized by Google



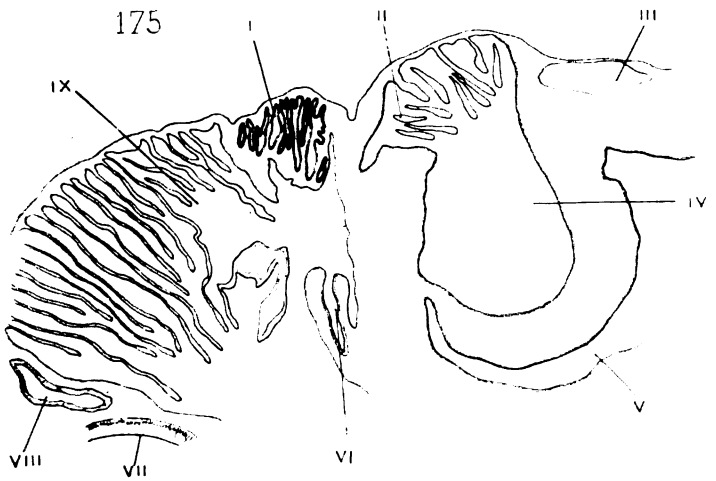
Paul Pelseneer del.

Imp. Bertaux

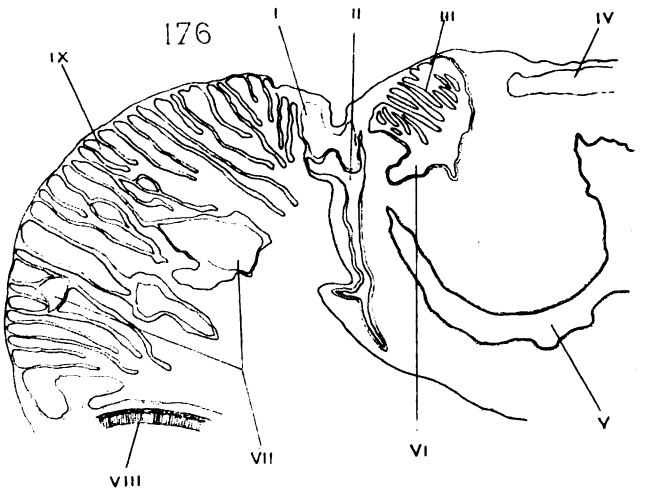
Digitized by Google

Digitized by Google

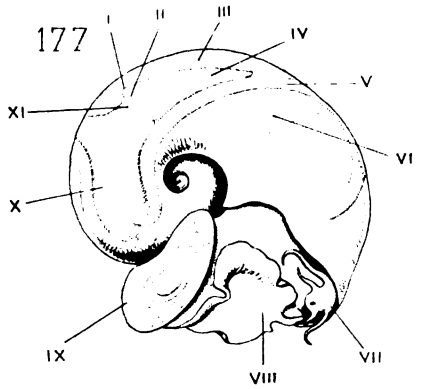
175



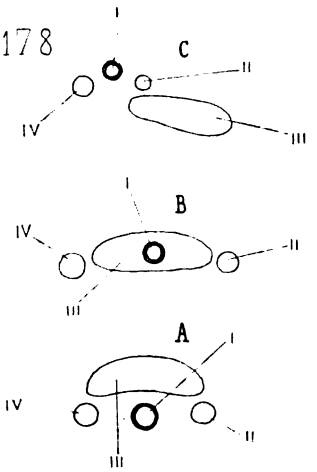
176



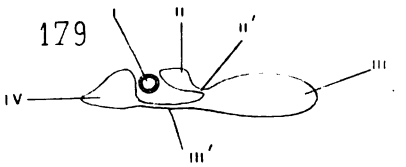
177



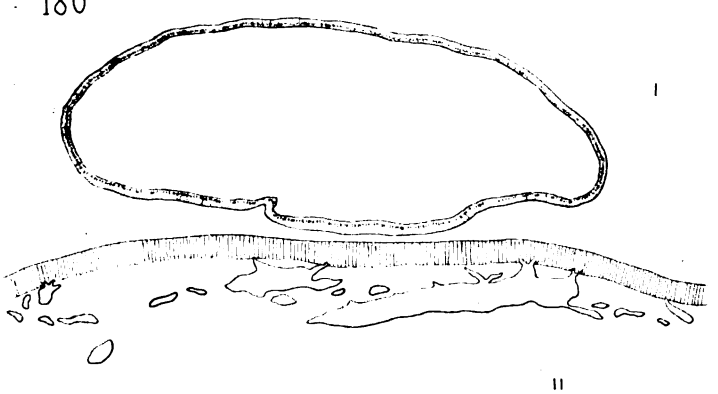
178



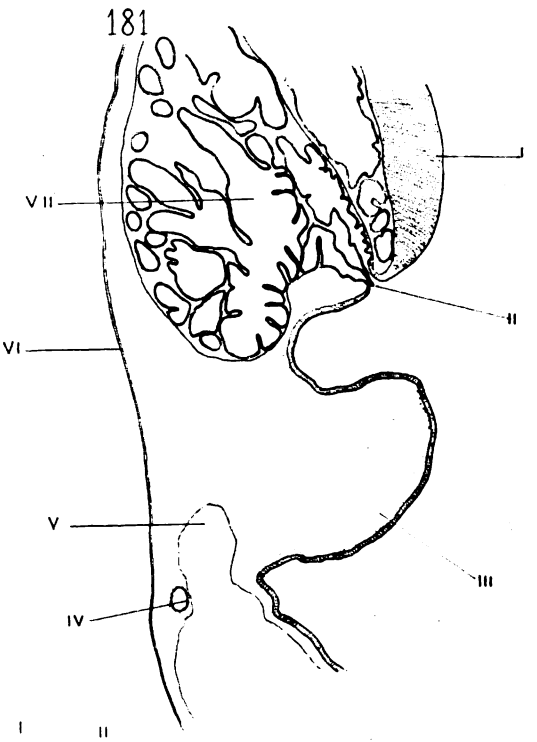
179



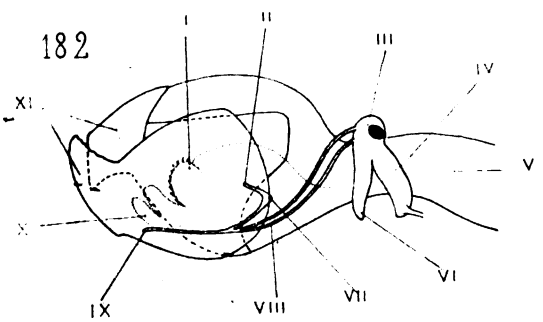
180



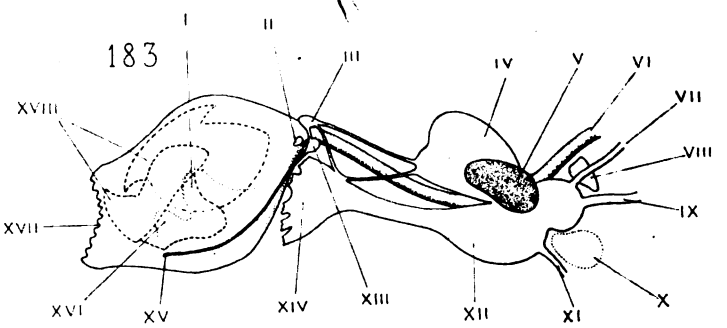
181



182



183



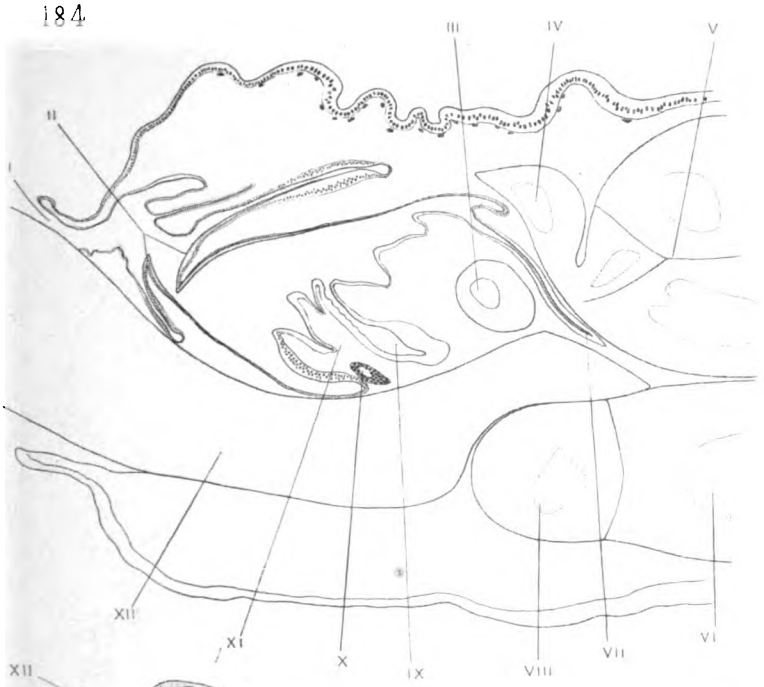
Paul Pelseneer del

Imp. Berthaud

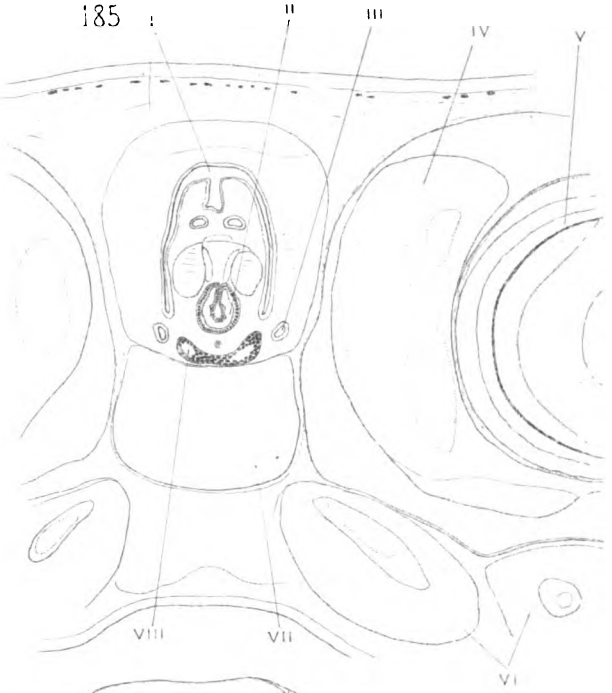
Digitized by Google

Digitized by Google

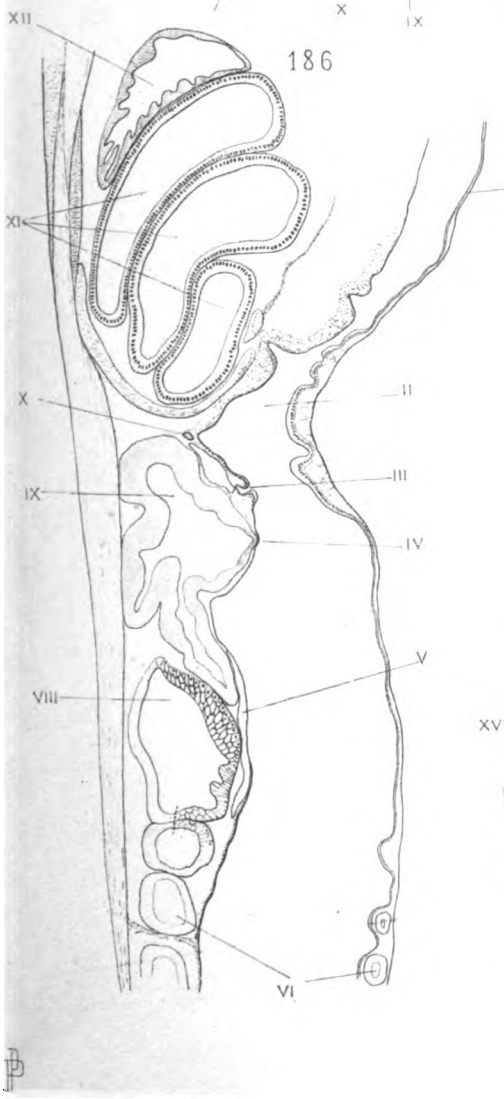
184



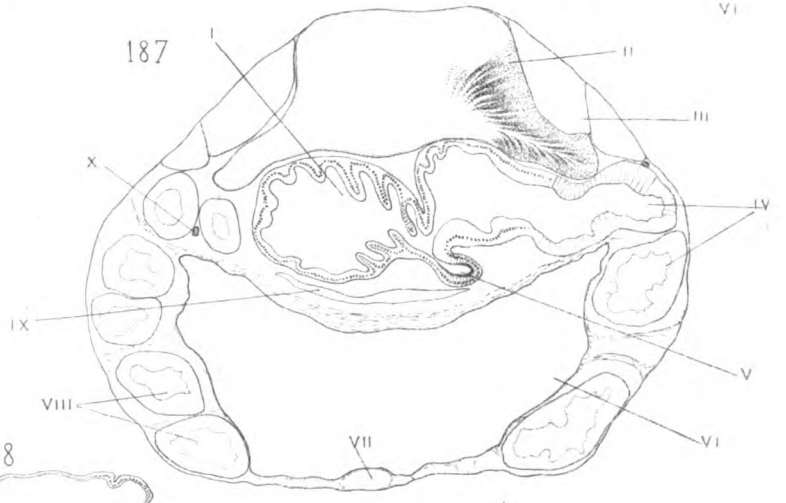
185



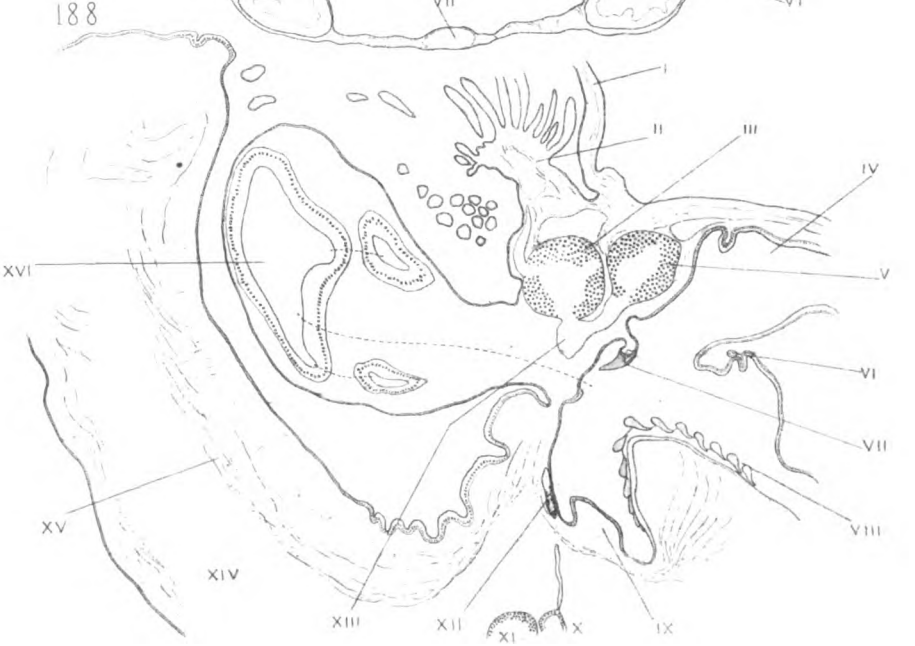
186



187



188

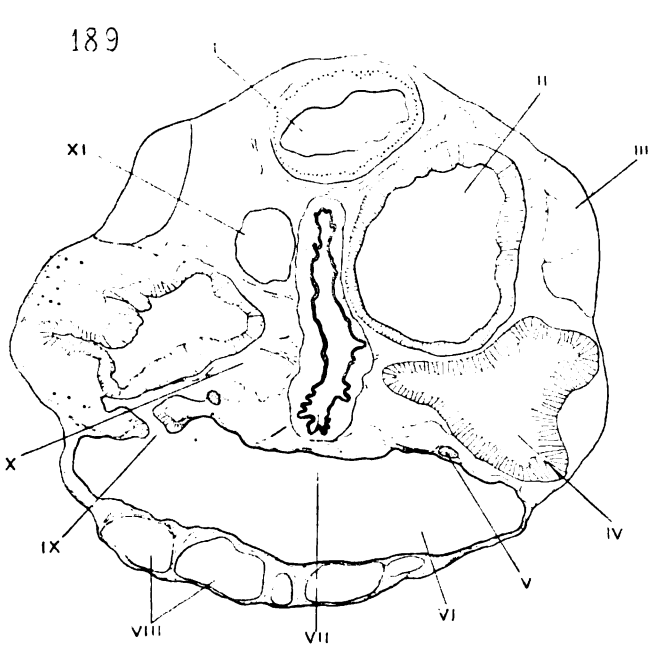


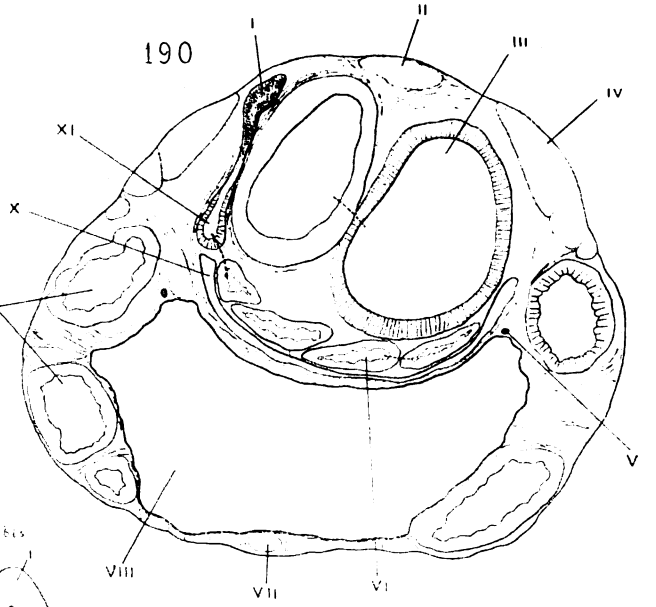
Paul Pelseneer del

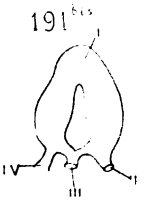
Imp. Berthaud

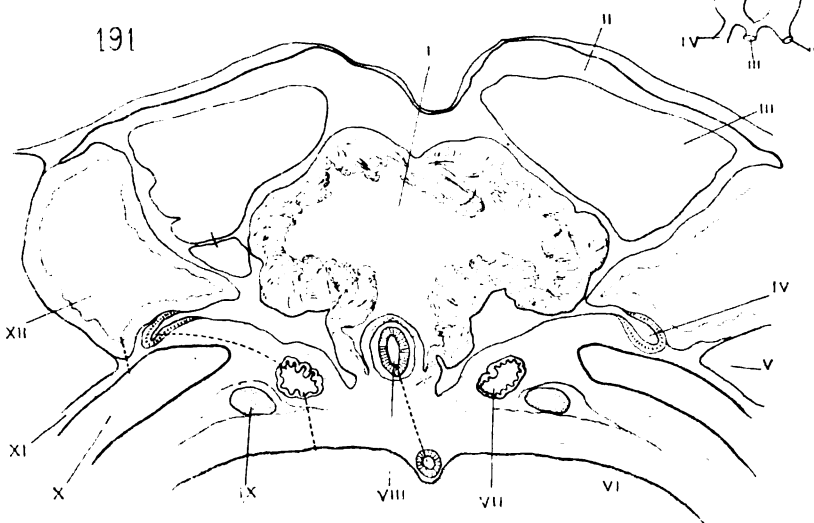
Digitized by Google

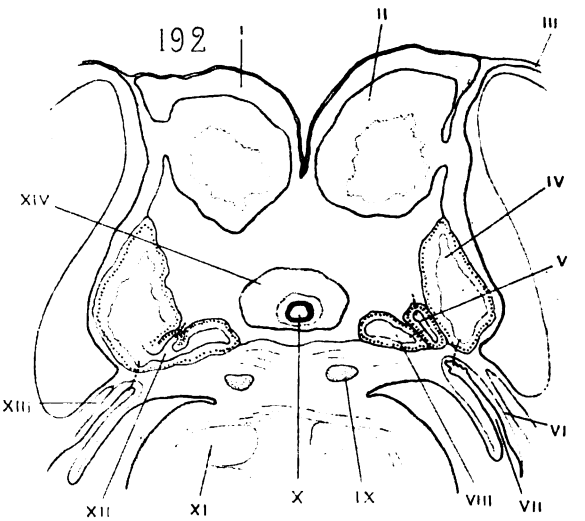
Digitized by Google

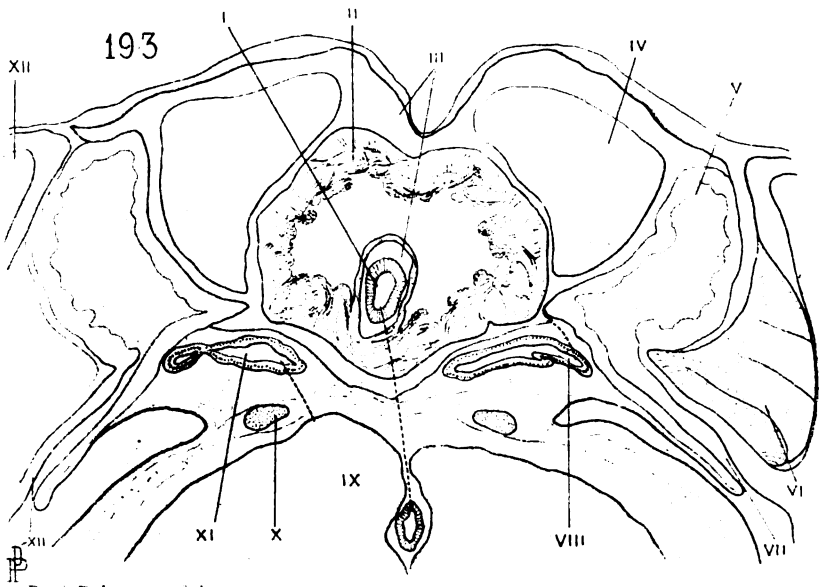


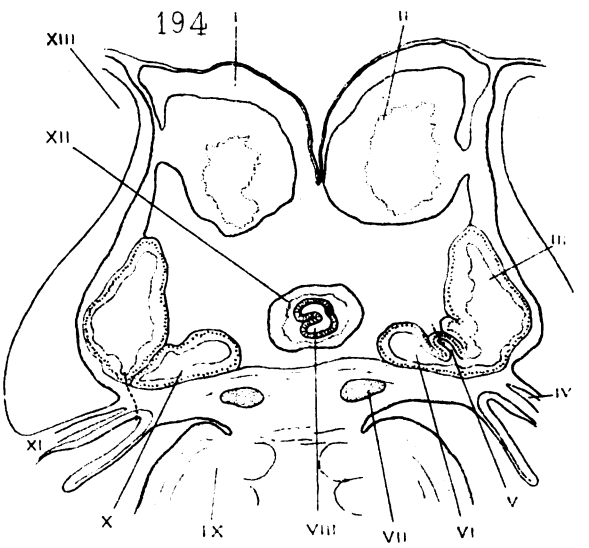








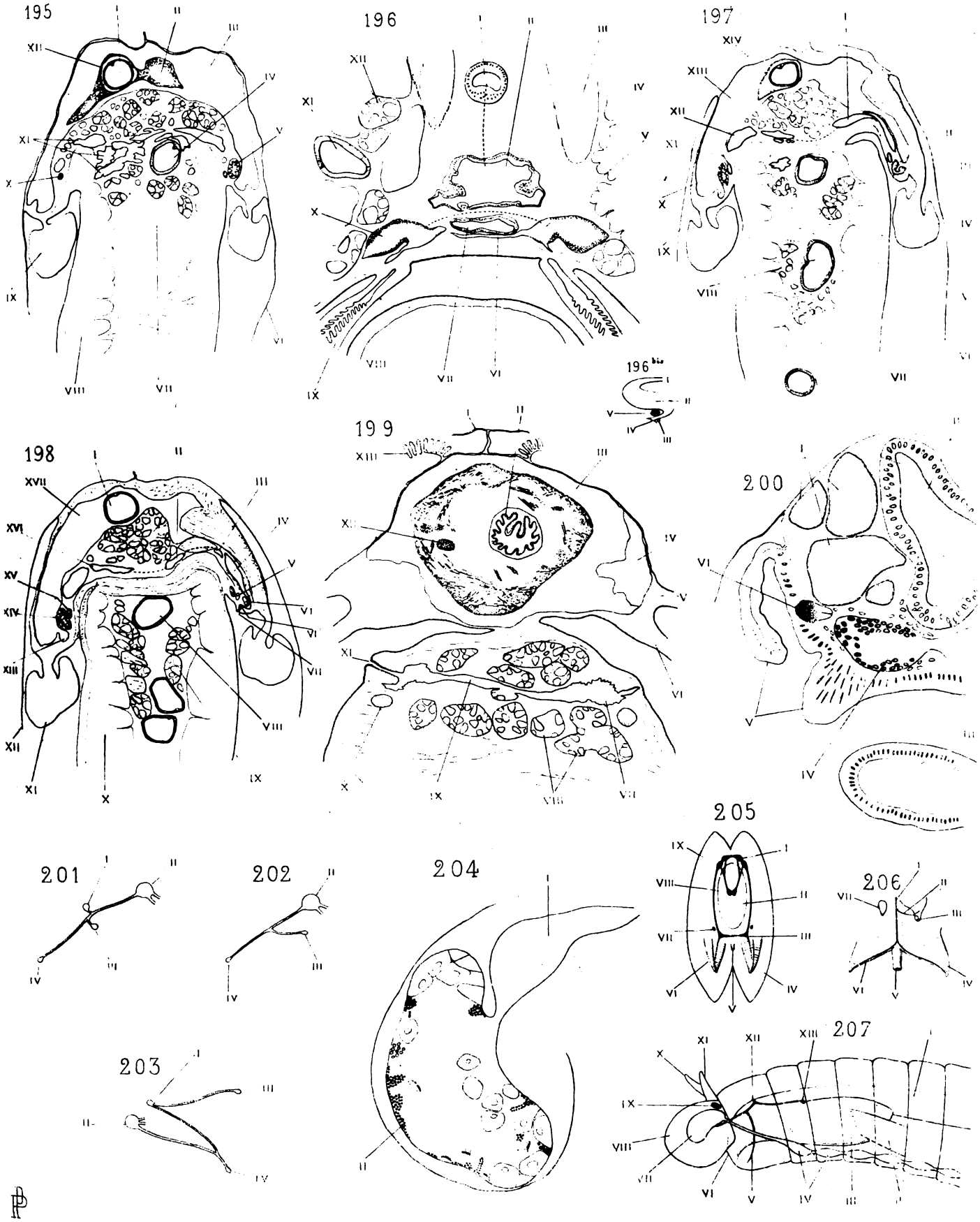




Paul Pelseneer del. Imp. Berthaud

Digitized by Google

Digitized by Google



Paul Pelseneer del.

Imp. Bertaux

Digitized by Google

Digitized by Google

RECHERCHES EXPÉRIMENTALES

SUR

LA CIRCULATION SANGUINE

CHEZ L'ANODONTE

PAR

Victor WILLEM

CHEF DES TRAVAUX PRATIQUES DE ZOOLOGIE

ET

Achille MINNE

PRÉPARATEUR D'ANATOMIE COMPARÉE
A L'UNIVERSITÉ DE GAND.

(Présenté à la Classe des sciences dans la séance du 6 août 1898.)

Digitized by Google

Digitized by Google

RECHERCHES EXPÉRIMENTALES

SUR

LA CIRCULATION SANGUINE

CHEZ L'ANODONTE

De nombreux travaux anatomiques et histologiques ont été publiés sur l'appareil circulatoire des Lamellibranches ; mais peu d'expériences ont été faites pour en élucider le mécanisme. Séduits par l'intérêt que présente l'étude de ce domaine encore presque entièrement inexploré, nous nous sommes proposés d'examiner expérimentalement les conditions mécaniques de la circulation sanguine chez l'Anodonte.

Nous avons entrepris ces recherches avec les moyens d'investigation qu'emploient les physiologistes dans l'étude des mêmes phénomènes chez les Vertébrés, et cherché à obtenir des graphiques de la pression sanguine aux divers moments de la contraction cardiaque. C'est, à une exception près, la première fois que semblable méthode est appliquée aux Invertébrés : avec les tracés de la pression du sang dans l'artère céphalique du Poulpe publiés par S. Fuchs [1], les graphiques que nous donnons plus loin sont les seuls qu'on possède au sujet de la pression artérielle chez les Invertébrés.

Les physiologistes qui ont jusqu'ici exploré ce domaine étendu, surtout dans le but d'étudier l'innervation du cœur et l'influence de divers agents extérieurs sur les pulsations cardiaques, ont fait consister leurs observations soit en un simple examen de l'organe en place ou plongé dans une solution

[1] S. Fuchs, *Beiträge zur Physiologie des Kreislaufes bei den Cephalopoden.* (Pflüger's Archiv, Bd LX, 1895.)

Digitized by Google

physiologique; soit dans l'étude des contractions rythmiques du ventricule fixé à un myographe (RANSOM [1] : *Octopus ;* SCHOENLEIN [2] : *Aplysia*), soit enfin dans l'inscription des déplacements d'un point de la surface de l'organe (DOGIEL [3], PLATEAU [4] : Crustacés décapodes). Aucun de ces travaux ne fournit de donnée sur les variations de la pression qui règne dans le système circulatoire.

C'est que ce genre de recherches présente des difficultés pratiques considérables : excepté pour le cas des Céphalopodes, la délicatesse des parois des vaisseaux ne permet guère une ligature et le travail très faible que peuvent effectuer les organes propulseurs exige l'emploi d'appareils enregistreurs d'une extrême sensibilité.

Nous avons opéré avec *Anodonta cellensis* SCHRÖTER, et nous avons réussi à surmonter certaines de ces difficultés spéciales, en enfonçant dans le ventricule ou l'aorte antérieure l'extrémité d'une grosse aiguille (diam. : un peu plus de 1 mill.) de seringue de PRAVAZ, reliée par un tube en caoutchouc à un tambour à levier. La contraction des fibres musculaires autour de cette canule produit une étanchéité complète et rend inutile une ligature, d'ailleurs presque impossible. Ce procédé permet de plus, comme on le verra plus loin, la pénétration dans l'appareil circulatoire avec un minimum de lésion.

Nous ne décrirons pas les tambours à levier tels que nous les avons modifiés pour les adapter à ce cas spécial; nous dirons seulement que, grâce à la grande étendue et à la souplesse de la membrane du tambour, à la légèreté et à la longueur des leviers, nos instruments pouvaient indiquer une variation de pression de 2 millimètres d'eau et que, après des excursions correspondant à des pressions de 35 centimètres, les styles revenaient exactement à leur point de repère. Ces deux indications témoignent de la sensibilité et de la précision des appareils utilisés.

1 W.-B. RANSOM, *On the cardiac rhythm of Invertebrata.* (JOURNAL OF PHYSIOLOGY, vol. V, p. 261, 1885.)

2 K. SCHOENLEIN, *Ueber das Herz von Aplysia limacina.* (ZEITSCHRIFT FÜR BIOLOGIE, Bd XXX, 1894, p, 187.)

3 DOGIEL, *De la structure et des fonctions du cœur des Crustacés.* (ARCHIVES DE PHYSIOLOGIE, vol. IX, 1877, p. 400.)

4 F. PLATEAU, *Recherches physiologiques sur le cœur des Crustacés décapodes.* (ARCHIVES DE BIOLOGIE, vol. I, 1880.)

Digitized by Google

Il faut ajouter que, étant donnée la lenteur des pulsations chez l'Anodonte, l'inertie du liquide transmetteur n'intervient pas, comme c'est d'ordinaire le cas chez les Mammifères, pour altérer la forme normale du tracé cardiographique.

*
* *

Il faut remarquer que toutes les descriptions données par les anatomistes de la forme du cœur de l'Anodonte sont entachées de la même erreur. Le

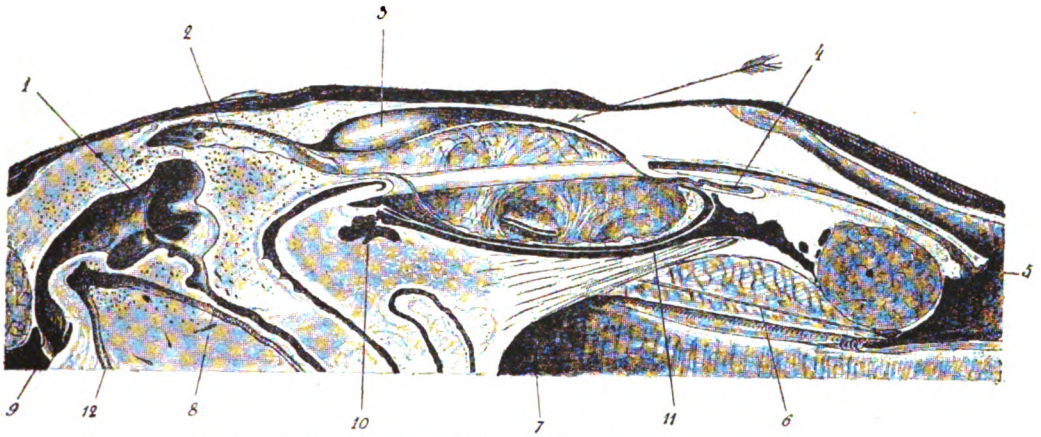


FIG. 1. — *Anodonta cellensis*. — Coupe sagittale (× 5/4).

1. Estomac.
2. Aorte antérieure.
3. Oreillette droite.
4. Aorte postérieure.
5. Anus.
6. Commissure viscérale, se projetant sur l'organe de BOJANUS.
7. Branchie droite.
8. Artère viscérale.
9. Bouche.
10. Sinus pédieux, communiquant par la valvule de KÉBER avec le sinus bojanien sous-péricardique (11); au-dessus de la partie antérieure de celui-ci, communication entre les deux conduits de l'organe de BOJANUS.
11. Sinus viscéral ou bojanien.
12. Artère pédieuse.

ventricule n'est pas l'organe de petites dimensions représenté, par exemple, sur les excellentes planches de l'Atlas de HOWES [1]; les oreillettes n'ont pas

[1] G.-B. HOWES, *Atlas of pratical elementary biology*. London, 1885, pl. XV et XVI.

Digitized by Google

cette forme de triangle aplati, tendu de l'orifice ventriculaire à leur longue ligne d'insertion sur le plancher péricardique, qu'on leur prête dans tous les dessins. Ce sont là des aspects *post mortem* d'organes revenus simultanément à leur maximum de contraction.

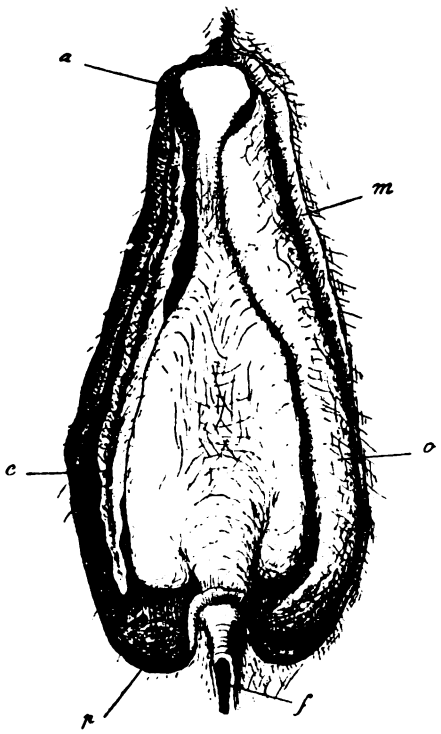


FIG. 2. — *Anodonta cellensis*. — Cœur vu dorsalement, au commencement de la systole ventriculaire (× 2).

m. Section du toit du péricarde.
o. Oreillette droite.
f. Fente palléale dorsale.
p. Plancher du péricarde.
c. Une des communications du sinus branchial avec l'oreillette gauche.
a. Partie antérieure de la cavité péricardique, où débouchent le néphrostome et les orifices de l'organe de KÉBER.

A l'état vivant, l'aspect du cœur varie naturellement suivant le moment de la pulsation. Si l'on considère le stade représenté figure 2, correspondant au premier tiers environ de la systole ventriculaire et de la diastole des oreillettes, chacune de celles-ci, en extension encore incomplète, se présente sous la forme d'une poche plus haute que large, qui s'étale antérieurement sur la partie rétrécie du ventricule et s'étend postérieurement jusqu'au fond de la cavité péricardique. Le ventricule, plus volumineux à ce moment encore qu'on ne le décrit d'ordinaire, n'atteint jamais, même à la fin de sa systole, le volume restreint qu'on lui observe sur les Anodontes conservés dans l'alcool.

Chaque oreillette, au moment de sa contraction, se resserre suivant ses trois dimensions, mais surtout en hauteur et encore plus en longueur : les points qui subissent les déplacements les plus considérables sont le cul-de-sac postérieur et l'extrémité aplatie antérieure. Ces régions qui se contractent le plus se présentent d'ordinaire sur les échantillons conservés comme des épaississements froncés de la paroi musculaire. C. GROBBEN les a représentés sur la figure 16 (pl. II) de son mémoire sur les glandes péri-

Digitized by Google

cardiques des Lamellibranches [1] et les a considérés (p. 399) à tort comme les rudiments de glandes péricardiques, homologues de celles qu'on observe à la partie dorsale de l'oreillette chez divers autres Lamellibranches (*Arca, Pectunculus, Mytilus,* etc.).

Pour le ventricule, les régions qui subissent les déplacements les plus marqués sont les deux portions arrondies latéro-postérieures.

Ce qu'il importe de remarquer, c'est que, durant la pulsation cardiaque, il y a balancement entre les volumes respectifs du ventricule et des oreillettes, de telle manière que ces trois organes remplissent constamment la cavité péricardique. S'il n'en est plus ainsi chez les Lamellibranches conservés, c'est que, après l'immersion de l'animal entier dans un liquide conservateur, la mort du cœur s'accompagne de la contraction simultanée de ses trois poches, à un moment où le conduit qui met en relation l'organe de Bojanus avec le péricarde ne s'oppose plus au reflux du contenu de la néphridie vers le péricarde. Nous reviendrons plus loin, et avec plus de clarté, sur ce phénomène, à propos du néphrostome.

I. — PRESSION VENTRICULAIRE.

Procédé opératoire. — Nous avons opéré avec des *Anodonta cellensis* Schröter d'une longueur d'environ 15 centimètres. L'animal est placé dans un baquet rempli d'eau et l'on attend que les orifices palléaux postérieurs s'étalent normalement. L'aiguille creuse, dirigée dans le plan sagittal du Mollusque de manière à faire un angle très aigu avec la ligne dorsale du ligament, est enfoncée d'environ 2 centimètres à travers celui-ci, immédiatement derrière la légère saillie que forme souvent sa région centrale renforcée; la flèche de la figure 1 précise cette position de l'aiguille. Son extrémité pénètre ainsi dans le ventricule et s'arrête au-dessus du tube digestif.

[1] C. Grobben, *Die Pericardialdrüse der Lamellibranchiaten.* (Arbeiten des zoologischen Institutes zu Wien, Bd VII, 1888.)

Digitized by Google

Le point de la perforation correspond à une région du ventricule qui se déplace peu pendant la pulsation; la constriction locale de la paroi musculaire empêche toute hémorragie; enfin, l'aiguille elle-même est maintenue en place, sans que l'air puisse s'introduire entre la coquille et le manteau, par la rigidité du ligament transpercé. Toutes circonstances qui assurent de bonnes conditions d'expérimentation. D'ailleurs, cette piqûre du ventricule ne paraît guère ressentie par l'animal; car si l'opération a été conduite avec délicatesse, sans déranger l'Anodonte, on n'observe qu'une légère rétraction, momentanée, des tentacules de l'orifice branchial.

Le tube en caoutchouc qui relie l'aiguille creuse au tambour à levier est rempli de sérum de KRONECKER dilué. Le zéro de l'échelle des pressions est fourni par la position prise par le levier, quand la canule est simplement immergée dans le récipient qui contient l'Anodonte. L'inscription se fait sur le cylindre d'un kymographion (appareil de BALTZER), animé d'un mouvement très lent. On obtient par ce procédé des tracés analogues à ceux qui figurent sur la planche I.

Pression ventriculaire. — La fréquence des pulsations ventriculaires est fort variable et se trouve sous la dépendance de divers facteurs que nous étudierons plus loin; dans les circonstances les plus ordinaires, on observe de quatre à six pulsations par minute. La pression sanguine, dans un cas type, correspondant à quatre contractions par minute, a été trouvée de 1 centimètre d'eau à la fin de la diastole et de 3 $^1/_2$ centimètres au maximum systolique.

Jamais dans un appareil propulseur sanguin on n'a rencontré de pression systolique aussi minime; les exemples qui constituaient les limites inférieures observées jusqu'à présent : le ventricule du Poulpe (54 centimètres, FUCHS) [1], celui de la Torpille (25 centimètres, SCHOENLEIN et WILLEM) [2],

[1] S. FUCHS, *Beiträge zur Physiologie des Kreislaufes bei den Cephalopoden.* (PFLÜGER'S ARCHIV, Bd LX, 1895.)

[2] SCHOENLEIN et WILLEM, *Observations sur la circulation du sang chez quelques Poissons.* (BULLETIN SCIENTIFIQUE DE LA FRANCE ET DE LA BELGIQUE, t. XXVI, 1895.) — *Beobachtungen über Blutkreislauf und Respiration bei einigen Fischen.* (ZEITSCHRIFT FÜR BIOLOGIE, 1896.)

Digitized by Google

le cœur veineux du Poulpe (8 centimètres, L. Fredericq) [1] correspondent à des énergies bien plus considérables.

Cette faiblesse du travail ventriculaire fait ressortir le peu de résistance que doit offrir au mouvement du liquide sanguin l'arbre circulatoire de l'Anodonte; et, en fait, l'anatomie nous montre que celui-ci est représenté par des vaisseaux larges et nombreux et par un réseau spacieux de cavités anastomosées. Cette faible importance de l'activité du cœur paraît plus frappante encore quand on observe, ce que nous verrons plus loin, que le jeu de certains muscles du corps peut faire monter la pression sanguine au niveau relativement bien plus élevé de 30 centimètres d'eau.

Forme de la pulsation. — Le graphique de la pulsation ventriculaire comprend un premier segment, correspondant à la systole, concave vers le haut dans nos tracés, et une seconde portion, diastolique, orientée en sens inverse. Le premier traduit une pression qui, après avoir monté rapidement, se maintient à peu près stationnaire quand la quantité de liquide ventriculaire est considérable (ligne 3 du tracé II); dans la plupart des cas cependant, la courbe fléchit avant la chute brusque qui correspond au début de la diastole : la contraction musculaire, presque à sa fin, n'agit plus autant sur le liquide sanguin qui s'écoule dans les aortes (lignes 1 et 2, tracé II). Il faut ajouter que très souvent la saillie du point d'inflexion (limite entre la systole et la diastole) est peu marquée : elle n'est très apparente que dans les cas de forte réplétion du ventricule ou ceux de pulsations rapides.

La forme du graphique ventriculaire est affectée à des intervalles irréguliers par des élévations qui font brusquement monter la pression sanguine d'ordinaire à 15 centimètres, pour la laisser retomber en peu de temps à son niveau primitif. Nous verrons plus loin que ces perturbations sont dues à des contractions spontanées des muscles rétracteurs du pied, qui compriment l'ensemble du contenu péricardique. Ce qu'il importe de remarquer en ce moment et ce qui ressort de l'examen du tracé I, c'est que : ces con-

[1] L. Fredericq, *Sur l'organisation et la physiologie du Poulpe.* (Archives de zoologie expérimentale et générale, 1878, et Bulletin de l'Académie royale des sciences de Belgique, 1878.)

Digitized by Google

tractions peuvent survenir au début (ligne 1) ou au milieu (ligne 3) de la diastole, au milieu de la systole ventriculaire (ligne 4), elles n'altèrent pas sensiblement le modus de la pulsation. Le tracé observé correspond à celui qu'on obtiendrait en ajoutant les ordonnées correspondantes de la courbe ventriculaire à celles d'une courbe telle qu'on en remarque sur le tracé V et qui traduit la contraction des muscles rétracteurs du pied. Cela revient à dire que la pulsation du ventricule n'est pas sensiblement influencée par la pression régnant dans le milieu où il baigne.

Influence de la température. — Nous avons plongé un Anodonte dans une capsule en porcelaine dont il était facile d'échauffer, au moyen d'une lampe, très lentement le contenu. Aux débuts de l'expérience,

à 15° on observe : 3 pulsations par minute,
à 20° — 5 1/2 pulsations par minute,
à 25° — 7 — —
à 30° — 6 — —

et ces pulsations deviennent géminées, c'est-à-dire que les intervalles diastoliques sont alternativement longs et courts;

à 35° on observe 6 1/2 pulsations par minute ;

puis elles se précipitent en redevenant régulières :

à 40° on observe 17 1/2 pulsations par minute.

Laissant ensuite l'eau de la capsule et l'animal se refroidir lentement, nous observons (tracé III):

à 35° . . . 16 1/2 pulsations par minute;
à 30° . . . 13 1/2 — —
à 25° . . . 10 1/2 — —
à 17°,5 . . . 4 1/2 — —
et après un arrêt de deux heures 4 — —

A part la perturbation constatée vers 30° dans la première partie de l'expérience, perturbation qui se traduisait par un allongement du repos

Digitized by Google

entre les groupes successifs de deux pulsations et que nous avons observée cette fois-là seulement, la fréquence des battements du ventricule augmente avec la température jusqu'à 40° environ; en même temps, chaque contraction, plus brève, est suivie d'un repos plus long.

Au delà de 40°, les mouvements ondulatoires s'effacent bientôt; il est à remarquer cependant qu'on peut maintenir, sans danger de mort, un Anodonte pendant assez longtemps, deux heures par exemple, aux environs de 40-41°. D'ailleurs, W. BIEDERMANN a vu un cœur d'*Helix* séparé du corps et plongé dans la solution physiologique de chlorure de sodium, battre jusqu'à 49° [1]. K. SCHOENLEIN [2], d'autre part, place à 46° le point où le cœur d'*Aplysia* devient rigide et meurt sous l'action de la chaleur.

L'accélération des pulsations cardiaques chez l'Anodonte sous l'influence de la température est un phénomène qui concorde avec ce que les physiologistes ont constaté chez les autres Mollusques : par exemple, BIEDERMANN [3] et YUNG [4] chez *Helix*, SCHOENLEIN [5] chez *Aplysia*, YUNG [6] chez *Mya* et PIÉRI [7] chez *Tapes*.

Influence de la réplétion. — La fréquence et l'amplitude des contractions varie avec la réplétion du ventricule; l'augmentation de celle-ci amène, dans les conditions normales [8], un ralentissement des pulsations, ainsi qu'une élévation de la pression systolique.

[1] W. BIEDERMANN, *Beiträge zur allgemeinen Nerven- und Muskelphysiologie. — Ueber das Herz von Helix pomatia.* (SITZUNGSBER. MATH.-NATUR. CL. K. AKAD. WISS. WIEN, Bd. LXXXIX, Abth. III, 1884, p. 33.)

[2] K. SCHOENLEIN, *Ueber das Herz von Aplysia limacina.* (ZEITSCHRIFT FÜR BIOLOGIE, 1894, p. 205.)

[3] BIEDERMANN, Mémoire cité, p. 32.

[4] E. YUNG, *Contributions à l'histoire physiologique de l'Escargot.* (MÉMOIRES COURONNÉS DE L'ACADÉMIE ROYALE DE BELGIQUE, t. XLIX, 1887.)

[5] K. SCHOENLEIN, Mémoire cité, p. 202.

[6] E. YUNG, *De l'innervation du cœur et de l'action des poisons chez les Mollusques Lamellibranches.* (ARCHIVES DE ZOOLOG. EXPÉRIM. ET GÉNÉR., vol. IX, 1881, p. 429).

[7] J.-B. PIÉRI, *Recherches physiologiques sur Tapes decussata et quelques Tapidées.* (Thèse de la Fac. des sc. de Paris, 1895, p. 5.)

[8] Chez les animaux épuisés où le cœur est presque vide et les contractions à peine apparentes, l'injection de liquide dans le ventricule agit comme stimulant et provoque, au contraire, une accélération des pulsations.

Digitized by Google

Citons comme exemple le cas auquel se rapporte le tracé II; il a été fourni par un Anodonte qui présentait aux débuts de l'expérience des pulsasations d'une durée moyenne de 8.8 secondes, pour lesquelles la pression variait d'un minimum de 1 centimètre à un maximum de 3 centimètres. Immédiatement après l'injection dans le ventricule d'un $^1/_2$ centimètre cube de sérum de KRONECKER dilué (au moyen d'un tube latéral porté par la canule), la pression diastolique a monté à 2 centimètres et la pression systolique à 6 centimètres, tandis que la durée de chaque pulsation devenait de 10.2 secondes.

C'est là une constatation à laquelle il fallait s'attendre et que l'on peut rapprocher du fait signalé par SCHOENLEIN [1], que le travail accompli en un temps donné par le cœur d'Aplysie augmente avec la charge qu'il supporte. Ce physiologiste opérait avec un cœur isolé, attaché à un myographe, auquel il suspendait des poids variables, et il faut remarquer que, dans ces conditions, le nombre des contractions augmentait avec la charge, tandis que leur amplitude diminuait.

Influence des mouvements du pied. — Un des Anodontes sur lequel nous opérions a présenté, pendant la durée de l'expérience, des mouvements étendus d'expansion et de rétraction du pied. Le tracé II se rapporte à ce cas spécial. La ligne 1 est un fragment du graphique correspondant à la période d'allongement : il montre une baisse graduelle des pressions diastolique et systolique caractérisant une diminution progressive du contenu ventriculaire. Sur la ligne 2, au point indiqué par la flèche verticale, s'est produite une rétraction partielle du pied, accompagnée d'une hausse persistante de la pression ventriculaire indiquant un afflux de liquide sanguin.

Les mêmes phénomènes se perçoivent facilement sur des individus dont la coquille a été entamée de manière à découvrir une partie du péricarde. Un Anodonte ayant servi précédemment à nos expériences et porteur d'une petite fenêtre péricardique au pourtour cicatrisé, nous a présenté les faits d'une manière démonstrative. Pendant l'extension du pied qui proéminait d'environ 5 centimètres, le ventricule présentait des pulsations d'aspect nor-

[1] K. SCHOENLEIN, Mémoire cité, p. 208.

Digitized by Google

mal au nombre de trois par minute ; lorsque, par des attouchements au moyen d'une pointe mousse, on forçait le pied à rentrer dans la coquille, le nombre des contractions montait à trois et un tiers par minute et le ventricule, au moment de la diastole, faisait hernie par la fenêtre péricardique. Après quelques minutes, une nouvelle extension du pied ramenait le jeu des organes à son état primitif.

L'examen sous le microscope de jeunes *Cyclas cornea* transparents, extraits des sacs branchiaux d'adultes, montre des faits analogues : des individus de 2 millimètres de long, dans de l'eau à 14°, présentent vingt-six pulsations cardiaques à la minute pendant que le pied s'étale ; ce nombre diminue sensiblement dès que l'organe atteint son maximum d'extension et peut tomber à huit lors de sa rétraction dans la coquille.

Ces constatations prouvent que, pendant l'extension du pied, il y a soustraction de sang aux organes centraux, et ce fait démontre que l'explication qu'on donne actuellement du mécanisme de la turgescence du pied des Lamellibranches doit être en partie modifiée.

On ne défend plus, depuis 1885, cette théorie étrange suivant laquelle l'eau s'introduirait par l'organe de Bojanus, des pores pédieux ou des pores intracellulaires dans l'appareil circulatoire des Lamellibranches. Fleischmann [1] en a fait raison, et l'on admet avec lui que le gonflement du pied est assuré par l'afflux du liquide sanguin. Mais l'auteur s'exprime comme suit :

« Sobald das Thier seinen Fuss ausstrecken will und desshalb die » Venenklappe [2] absperrt, beginnt das Herz mit *grösserer Volumenausdeh- » nung zu pulsiren,* um das Blut schnell in den Fuss zu schaffen und da » der Blutstrom aus Niere und Kiemen spärlicher wird, *setzt sich die » Saugwirkung des Herzens stärker* in die Gefässe des Mantels fort und » führt die in den Mantelreservoirs aufgespeicherte Blutmasse aktiv in die » Cirkulation ein [3]. »

[1] A. Fleischmann, *Die Bewegung des Fusses der Lamellibranchiaten.* (Zeitschrift für wissensch. Zoologie, Bd XLII, 1885.)

[2] Il s'agit de la « valvule de Kéber » ou « orifice bojano-pédieux », sphincter musculeux entourant l'orifice de la grande veine pédieuse dans le sinus veineux sous-péricardique ; sa contraction isole le réseau veineux du pied et empêche la sortie du sang qui le gonfle.

[3] Mémoire cité, p. 421.

Digitized by Google

C'est là un raisonnement purement spéculatif que dément l'observation des faits.

MENEGAUX [1] reproduit la même explication : « Quand l'animal veut » étendre son pied, les faisceaux musculaires longitudinaux se relâchent, » en même temps que les faisceaux transversaux de la masse viscérale se » contractent et chassent le sang dans les lacunes pédieuses. Le cœur, bat- » tant avec plus de force, envoie du sang dans l'artère pédieuse... »

Ainsi, d'après FLEISCHMANN et MENEGAUX, l'érection du pied serait due à une injection active de son système artériel par les contractions amplifiées du ventricule. Cette explication, il faut le reconnaître, se présente immédiatement à l'esprit et paraît fort rationnelle, quand on ne s'est pas rendu compte du peu d'importance de la pression ventriculaire. Les expériences que nous avons exposées ci-dessus infirment cette théorie : si elle était exacte, il y aurait hausse de pression dans le réseau de l'aorte antérieure et dans le ventricule au moment du gonflement du pied. Au contraire, les phénomènes ventriculaires qui accompagnent cette extension démontrent une soustraction de liquide circulatoire au cœur par suite d'une chute de pression en aval : il y a non pas érection, mais appel de sang dans un réseau dont la capacité augmente spontanément. Le gonflement du pied est dû non pas à l'activité du cœur qui aurait à surmonter une résistance musculaire, mais au relâchement élastique de tissus auparavant contractés.

Conséquemment, la turgescence peut se maintenir, au repos, par simple flaccidité des tissus; la constriction de la valvule de KÉBER intervient, à notre avis, pour contrarier l'expulsion du sang pédieux, au moment où des contractions partielles, destinées à modifier la forme de l'organe, doivent prendre appui sur la rigidité de la masse.

Lorsque le pied se contracte fortement, il en résulte une hausse considérable de la pression dans le réseau artériel, que le ventricule se trouve impuissant à vaincre. Chez les Anodontes tracassés, on trouve en effet le ventricule arrêté en état d'expansion exagérée et ne présentant que des ondes faibles de contraction de ses parois.

[1] A. MENEGAUX, *Recherches sur la circulation des Lamellibranches.* (Thèse de la Sorbonne, 1890, p. 258.)

Digitized by Google

II. — PRESSION AORTIQUE.

Du ventricule partent, comme on sait, une aorte antérieure, dorsale par rapport au tube digestif, et une aorte postérieure qui s'accole à la face ventrale du rectum. A l'origine de la première se trouve ventralement une valvule sigmoïde grande et mince, que RANKIN [1] a le premier observée chez l'Anodonte et qu'il a figurée assez médiocrement (fig. 2, pl. VI); C. GROBBEN, après lui, en fait mention, page 175 de son mémoire : *Ueber den Bulbus arteriosus und die Aortenklappen der Lamellibranchiaten* [2].

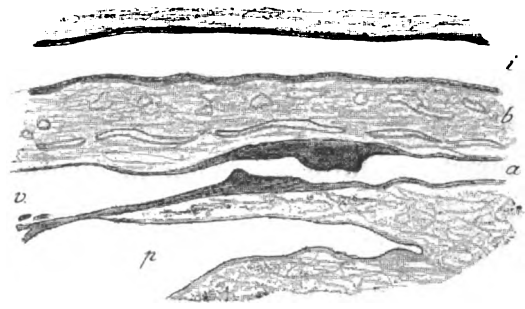


FIG. 3. — *Anodonta cellensis*. — Valvule de l'aorte postérieure, en coupe sagittale (× 12).

v. Extrémité postérieure du ventricule.
p. Cavité péricardique.
a. Aorte postérieure.
i. Cavité de l'intestin.
b. Bourrelet ventral de l'intestin.

Au commencement de l'aorte postérieure, à peu près au niveau de l'extrémité du péricarde, s'observe une disposition valvulaire signalée chez l'Anodonte par RANKIN, comme un épaississement musculeux annulaire constituant un sphincter (p. 262). Cette description est inexacte : on constate à l'intérieur du vaisseau deux saillies médianes, l'une ventrale, l'autre dorsale, cette dernière placée un peu plus postérieurement que la précédente (fig. 3). Une disposition qui a passé inaperçue chez l'Anodonte, mais que C. GROBBEN a décrite chez *Pecten Jacobaeus* [3].

RANKIN, et GROBBEN lui-même se sont trompés dans l'interprétation de la

[1] W. RANKIN, *Ueber das Bojanus'sche Organ der Teichmuschel*. (IENAÏSCHE ZEITSCHRIFT, Bd. XXIV, 1890.)

[2] ARBEITEN AUS DEM ZOOLOGISCHEN INSTITUT ZU WIEN, Bd. IX, 1891.

[3] C. GROBBEN, Mémoire précédent, p. 177 et fig. 6, pl. I.

Digitized by Google

structure et du mécanisme de cette valvule. Le renforcement musculaire de la paroi, développé surtout à la base des tubercules, est formé de fibres *longitudinales*, non annulaires comme celles d'un sphincter ; latéralement, entre les deux saillies, la paroi du vaisseau n'est point épaissie. De sorte que, lors de la contraction de cette musculature, il se produit non une constriction annulaire du tube, mais un déplacement horizontal en sens inverse des deux proéminences; en outre, leur élévation augmente par suite du raccourcissement de leur base. C'est là un mécanisme d'occlusion très spécial dont nous ne connaissons pas d'autre exemple.

Nous avons réussi à obtenir le tracé de la pression dans l'aorte antérieure. Pour mettre ce vaisseau en communication avec l'appareil enregistreur, il faut piquer la canule entre les deux valves de la coquille, au niveau des sommets, en lui donnant une inclinaison d'environ 135° sur la ligne dorsale du ligament.

Le graphique obtenu (tracé IV) présente des ondulations analogues à celles des pulsations ventriculaires, avec cette différence cependant, que la chute diastolique est un peu moins brusque. On n'observe pas de dicrotisme sensible : fait en rapport avec la lenteur des contractions ventriculaires, la faible pression systolique et la mollesse des tissus de l'Anodonte.

On peut directement observer sous le microscope, chez *Cyclas*, les modifications subies par l'aorte antérieure sous l'influence des pulsations cardiaques. Le procédé le plus facile consiste à introduire un très jeune individu, transparent, dans une petite cellule close; grâce à la rétraction du pied et à un commencement d'asphyxie, les mouvements du cœur sera lentissent suffisamment pour qu'on puisse les analyser. Dès le début de la systole ventriculaire, la valvule s'aplatit contre la paroi ventrale de l'aorte ; au moment où la systole finit, mais avant que la diastole ne commence, la valvule se relève et ferme l'orifice du vaisseau; celui-ci se dilate alors légèrement en aval, sous l'influence du reflux sanguin.

Nous n'avons pas cherché à prendre un tracé de pression dans l'aorte postérieure; c'est une opération irréalisable dans des conditions normales.

Digitized by Google

III. — PRESSION AURICULAIRE.

Les oreillettes ont, comme nous l'avons dit antérieurement, une forme différente de celle qu'on leur donne sur les représentations du cœur des Naïades, et une capacité beaucoup plus grande. Chacune d'elles est séparée du ventricule par une valvule à deux lèvres que les morphologistes ont signalée maintes fois, mais sur la structure de laquelle ils n'ont pas insisté, parce que leur attention ne se dirigeait pas spécialement vers l'étude de son fonctionnement.

Fig. 4. — *Unio pictorum*. — Coupe transversale dans un ventricule entièrement rétracté (× 20).

i. Intestin.
t. Coupes des trabécules musculaires du ventricule.
o. Orifice auriculo-ventriculaire.
a. Cavité de l'oreillette.

Le système des faisceaux musculaires entrecroisés dans la cavité du ventricule délimite latéralement, autour de l'orifice auriculo-ventriculaire, un espace hémisphérique bordé antérieurement et postérieurement par deux groupes importants de travées en forme de piliers obliques. Dans cet enfoncement sont tendues l'une contre l'autre deux lames semi-circulaires, dont le pourtour extérieur s'insère sur les parois du cœur et dont les bords libres proéminent vers le centre du ventricule (voir la photographie II). La figure 4 montre sur la coupe transversale d'un cœur fortement contracté d'*Unio pictorum* le développement en largeur de ces lames valvulaires. Elles renferment dans leur épaisseur quelques faisceaux musculaires longitudinaux qui forment en avant et en arrière des travées distinctes allant se perdre dans les piliers antérieur et postérieur. (Voir fig. 5.)

Cette structure fait immédiatement comprendre le mécanisme de leur fonctionnement. Au moment de la contraction auriculaire, les deux lames s'écartent pour livrer passage au liquide. Lors de la systole ventriculaire,

Digitized by Google

la contraction des fibres de la valvule maintient tendues les deux lames qui, sans cela, se plisseraient par le raccourcissement de leur ligne d'insertion; d'autre part, la pression qui règne dans le ventricule les applique étroitement l'une contre l'autre. Ce fonctionnement est analogue — avec une contraction propre en plus — à celui de la valvule mitrale du cœur des Mammifères.

Nous ne sommes pas parvenus à obtenir un graphique ondulé des pulsations auriculaires. On ne peut songer à mettre en communication avec un appareil enregistreur la cavité d'une oreillette, autrement qu'après avoir enlevé un fragment de la coquille; il faut alors piquer la canule dans la base d'insertion de l'organe, la seule région dont la blessure ne provoque pas une déformation et l'immobilité partielle de l'oreillette.

Dans ces conditions un peu anormales, les pressions sont trop faibles pour fournir un graphique convenable. La hausse de pression correspondant à la systole auriculaire est inférieure à un $^1/_2$ centimètre d'eau. Cette faible valeur est en rapport avec l'exiguïté du travail que doit fournir l'organe pour déverser son contenu par un large orifice dans le ventricule, dont la dilatation détermine déjà une aspiration; elle permet aussi de comprendre l'inutilité et l'absence de toute valvule aux orifices béants qui mettent en communication l'oreillette avec la veine branchiale et le réseau palléal. D'autre part, l'examen de bons graphiques ventriculaires ne fait percevoir dans la région présystolique aucune ondulation qui résulterait de l'afflux sanguin au moment de la contraction auriculaire.

Fig. 5. — *Anodonta cellensis.* Moitié droite du ventricule ouvert dorsalement, pour montrer la valvule auriculo-ventriculaire (× 4).

i. Intestin.
p. Pilier antérieur du creux valvulaire.
a. Paroi sectionnée de l'oreillette.

Quant aux phénomènes de la diastole auriculaire, nous allons en parler à propos de l'étude de la pression péricardique.

Digitized by Google

IV. — PRESSION PÉRICARDIQUE

Le procédé le plus pratique pour mettre, chez l'animal intact, la cavité péricardique en communication avec un tambour à levier, consiste à piquer la canule dans le ligament de la coquille immédiatement derrière son épaississement (au même point que pour les tracés ventriculaires). En la dirigeant parallèlement à la ligne dorsale du ligament, on parvient à faire glisser l'aiguille au-dessus du ventricule jusqu'à sa partie antérieure, dans le sillon qui sépare les deux oreillettes; l'opération est délicate.

Contraction des muscles rétracteurs du pied. — Le tracé V est un fragment de graphique obtenu de cette manière. Il présente, à des intervalles irréguliers, des élévations brusques et momentanées, correspondant à des contractions qui se manifestent extérieurement par le rapprochement des valves de la coquille.

Ce sont là des mouvements spontanés que même l'animal intact et tranquille effectue de temps à autre. L'élévation de la pression péricardique qui les accompagne n'est pas due à une compression de l'ensemble du corps par le rapprochement des valves de la coquille, avec fermeture des orifices palléaux par la jonction des bords du manteau; en effet, si l'on introduit entre les bords de la coquille un objet qui maintienne béante la cavité palléale, les mêmes aspects continuent à se présenter : les lignes 4, 5, 6, 7 du tracé ont été inscrites après semblable opération. Ce phénomène est dû à l'action des muscles rétracteurs du pied, qui compriment par leur contraction la cavité péricardique.

La hausse de pression qui résulte de ces mouvements spontanés ne dépasse pas 15 centimètres d'eau; mais la rétraction du pied consécutive à l'excitation des tentacules palléaux par un attouchement ou l'action d'eau salée peut amener des pressions de 30 centimètres.

Nous avons vu que ces contractions spontanées n'altèrent point sensiblement le rythme des pulsations ventriculaires; leur influence sur la circulation sanguine doit être néanmoins fort importante. On conçoit facilement

Digitized by Google

qu'elles sont accompagnées d'une expulsion plus considérable de sang cardiaque vers les régions moins comprimées et que leur action peut vigoureusement venir en aide à celle des contractions ventriculaires.

D'autre part, ce soulèvement de la masse viscérale comprime d'autres organes placés plus dorsalement : l'organe de Bojanus et surtout le grand sinus veineux médian dont la portion principale est située immédiatement au-dessus des muscles rétracteurs postérieurs (fig. 6). Cette action doit avoir pour résultat de chasser le sang qu'il renferme à travers les innombrables orifices par lesquels débute le réseau capillaire de l'organe de Bojanus; l'ensemble de ceux-ci présente en effet une section beaucoup plus grande et une résistance plus faible que la communication entre le sinus médian et le sinus pédieux. Il est fort possible d'ailleurs, bien qu'on ne puisse le constater directement, qu'à ce moment se produise la constriction de la valvule de Kéber, mécanisme qui assurerait le déplacement du contenu du sinus médian exclusivement vers la néphridie.

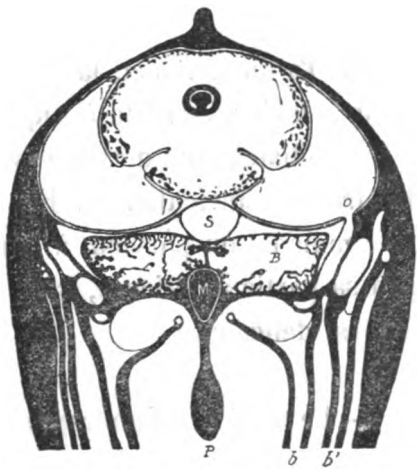


Fig. 6. — *Anodonta cellensis.* — Coupe transversale, au niveau de l'extrémité postérieure du pied (× 1 3/4).

M, coupe du muscle rétracteur du pied; *P*, partie postérieure du pied; *B*, chambre inférieure de l'organe de Bojanus; *S*, sinus veineux viscéral : à droite et à gauche, les chambres supérieures de l'organe de Bojanus; en dessous, entre les deux chambres inférieures, coupe des connectifs nerveux cérébro-viscéraux; *o*, un des orifices de communication entre l'oreillette et le sinus branchial; *b* et *b'*, lames interne et externe de la branchie

La valvule de Kéber, ainsi dénommée par Fleischmann en l'honneur du naturaliste qui l'a découverte [1], a été insuffisamment représentée par ce dernier [2]; d'autre part, Rankin, qui en donne une description exacte [3], néglige de la

[1] Kéber, *Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Weichthiere*, 1851.

[2] Fleischmann, *Die Bewegung des Fusses der Lamellibranchiaten.* (Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Bd XLII, 1885, p. 420, fig. 5.)

[3] Rankin, *Ueber das Bojanus'sche Organ der Teichmuschel.* (Ienaïsche Zeitschrift, Bd XXIV, 1890, p. 241.)

Digitized by Google

figurer. Nous en donnons ci-contre une vue postérieure (fig. 7). Elle se compose de deux lèvres musculeuses limitant une fente horizontale d'environ 2 $^1/_2$ millimètres; à la contraction du sphincter ainsi constitué s'ajoute celle de deux piliers musculaires verticaux, l'un postérieur situé dans le sinus médian, l'autre antérieur se dressant, souvent obliquement, dans le sinus pédieux.

Von Rengarten [1] signale une seconde valvule à l'extrémité postérieure du même sinus, entre les deux branches du muscle rétracteur postérieur du pied; Fleischmann [2] décrit en ce point une ouverture donnant dans un sinus veineux entourant les ganglions viscéraux et Rankin [3] affirme n'avoir trouvé ni l'une ni l'autre. La vérité est que le sinus médian, après avoir fourni une branche qui contourne le péricarde, se continue au delà de la fourche du muscle rétracteur et débouche ensuite dans un ensemble de grandes cavités, situées entre les deux organes de Bojanus et le muscle adducteur postérieur. De ce système naissent des capillaires pour la portion postérieure élargie de la néphridie; il reçoit aussi le sang du réseau veineux, peu important, de la région qui entoure le muscle adducteur. Ces dispositions se perçoivent sur la figure 1 et sur la photographie II de la planche II.

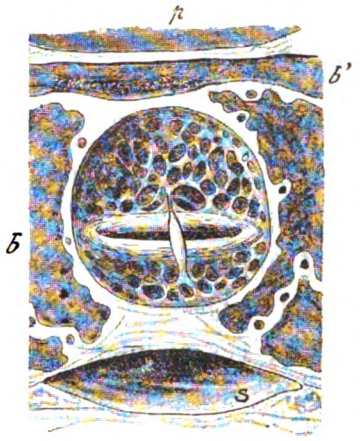


Fig. 7. — *Anodonta cellensis.* Coupe transversale, un peu en arrière de la valvule de Kéber (× 8).

Au centre, sinus veineux viscéral et valvule de Kéber, vue postérieurement; *p*, cavité péricardique; *b*, chambre secrétaire gauche de l'organe de Bojanus; *b'*, chambres supérieures de l'organe de Bojanus, communiquant par un orifice médian; *s*, sinus pédieux.

Que notre hypothèse de l'occlusion de la valvule de Kéber au moment de la contraction des muscles rétracteurs du pied soit exacte ou non, — ce qui ne se peut constater directement, — on doit nécessairement considérer ces contractions périodiques comme l'agent principal de la progression du

[1] Von Rengarten, *De Anodontae vasorum systema.* Dorpat, 1853.
[2] Fleischmann, Mémoire cité, p. 423.
[3] W. Rankin, Mémoire cité, p. 242.

Digitized by Google

sang du sinus viscéral vers les organes de Bojanus et les branchies. Il est évident, en effet, que l'influence des pulsations ventriculaires ne se fait pas sentir très loin du cœur, et qu'elle constitue une *vis a tergo* bien faible dans le réseau des lacunes et des veines.

De l'étude des faits constatés expérimentalement et de l'examen des conditions morphologiques, on doit conclure aussi que la contraction des muscles du corps a une influence considérable sur la circulation sanguine générale, et qu'elle doit intervenir efficacement pour suppléer à la faiblesse de l'organe propulseur central.

Influence des pulsations ventriculaires. — Le tracé V présente de faibles ondulations qui font osciller la pression péricardique de $^1/_4$ à $^1/_2$ centimètre d'eau; ces ondulations sont synchrones avec les pulsations ventriculaires, et produites par elles.

Pour comprendre ce phénomène, il faut se représenter le péricarde comme une cavité à parois un peu rigides, résistant jusqu'à un certain point aux changements de pression interne. La paroi supérieure et latérale appliquée à la coquille par la pression atmosphérique, la partie antérieure soutenue par le foie et le tube digestif, constituent des limites fixes; seul, le plancher, s'appuyant sur les organes de Bojanus, le sinus viscéral et les sinus branchiaux, ne résiste aux déformations que par sa tension (fig. 6).

Au moment où la systole ventriculaire lance une ondée de sang dans les aortes, la pression interne du péricarde tend à baisser par la diminution de son contenu; mais ce vide détermine un appel de liquide qui, du manteau et des sinus branchiaux, coule dans les oreillettes. Ce moment correspond à la diastole auriculaire; c'est, en réalité, la contraction du ventricule qui fournit l'énergie nécessaire à l'afflux du liquide qui vient gonfler les oreillettes au moment où elles cessent de se contracter.

A chaque systole ventriculaire, le volume des organes contenus dans le péricarde diminue et la pression péricardique doit baisser d'une quantité correspondant à l'inertie du liquide extérieur qui vient rétablir l'équilibre. Les petites ondulations du graphique mesurent la baisse due à cette inertie, diminuée de l'action inverse correspondant à l'affaissement des parois péricardiques.

Digitized by Google

Jusqu'à présent, nous n'avons pas tenu compte de l'existence des canaux (*Nierenspritzen*, RANKIN) qui relient chaque organe de BOJANUS avec la partie antérieure (*Nebenhöhle, Vorhof*) du péricarde. Les oscillations de la pression péricardique sous l'influence des pulsations ventriculaires prouvent qu'ils s'opposent au reflux du liquide des néphridies. Leur occlusion serait due, d'après RANKIN (p. 237), à la contraction de leurs parois musculaires; or, les coupes de ces canaux ne montrent aucune disposition sphinctérienne et leur lumière plissée apparait toujours béante : c'est donc le jeu des cils vibratiles garnissant les tubes qui déterminent un courant vers les organes de BOJANUS suffisant pour résister aux baisses de pression péricardiques.

Quand les animaux ont été plongés entiers dans un liquide conservateur, celui-ci a, d'ordinaire, eu le temps d'agir sur les néphridies et sur les néphrostomes avant d'atteindre les organes péricardiques; les orifices néphridiens ne se sont plus opposés au reflux du liquide appelé par la dernière rétraction, simultanée, des oreillettes et du ventricule. Aussi trouve-t-on chez les Anodontes ainsi traités, les loges cardiaques fortement contractées et la cavité péricardique remplie de sécrétion néphridienne avec sphérules hyalines.

Injection dans la cavité péricardique. — Une injection de liquide dans la cavité péricardique fournit des données intéressantes sur le mécanisme de l'expulsion de son contenu. Nous avons opéré en injectant des doses successives d'encre de Chine délayée dans du sérum de KRONECKER par une tubulure latérale que portait la canule reliant le péricarde au tambour inscripteur.

L'introduction d'un $^1/_2$ centimètre cube de liquide suffisait pour provoquer, après quelques secondes, une contraction des muscles compresseurs du péricarde. L'injection de quantités fortes, 1 à 2 centimètres cubes par exemple, était suivie de contractions répétées, distantes d'abord de dix à quinze secondes, portant la pression jusqu'à 30 centimètres; elles s'espaçaient ensuite de plus en plus en diminuant d'intensité. Après quinze minutes environ, il y avait expulsion de liquide noir par l'orifice palléal. A l'autopsie, on trouvait de l'encre en petites quantités dans le péricarde, et les organes de BOJANUS se présentaient fortement distendus. Sous l'influence des muscles

Digitized by Google

compresseurs, le liquide avait donc passé dans les néphridies où il s'était accumulé avant d'être expulsé dans la cavité palléale.

Dans les conditions ordinaires, les produits de sécrétion des glandes péricardiques, déversés dans la partie antérieure du péricarde, s'engagent immédiatement dans l'entonnoir cilié et passent dans les organes de BOJANUS sous la poussée des cils vibratiles du tube néphrostomien; la contraction des muscles rétracteurs du pied n'intervient, à notre avis, que dans les circonstances exceptionnelles où il y aurait accumulation anormale de liquide dans la cavité péricardique.

Pénétration d'eau palléale dans le péricarde. — Divers naturalistes, dans le but d'expliquer l'extension du pied par l'introduction d'eau dans le système circulatoire [1], ont voulu que l'eau de la cavité palléale y pénétrât par l'organe de BOJANUS et le péricarde. Cette hypothèse absurde du mélange d'eau avec le sang a été suffisamment réfutée pour qu'on n'y doive plus revenir [2]. D'autre part, la possibilité de l'entrée de liquide par l'orifice externe de l'organe de BOJANUS est incompatible avec des dispositions observées : l'absence de fibres musculaires dans les parois de l'organe et le courant centrifuge que déterminent les cils du canal néphrostomien [3] et des cellules de la cavité glandulaire.

La présence constatée d'œufs d'*Hydrochares* dans l'organe de KÉBER, d'*Aspidogaster* dans le péricarde s'explique aisément, tout autrement que

[1] Nous renvoyons, pour l'historique de cette question si controversée et longtemps obscure, au mémoire de P. SCHIEMENZ, *Ueber die Wasseraufnahme bei Lamellibranchiaten und Gastropoden.* (MITTHEIL. DER ZOOL. STATION ZU NEAPEL, Bd V, 1884.)

[2] Voir, par exemple, le mémoire déjà cité de FLEISCHMANN.

[3] Une expérience fort simple démontre l'existence de ce courant, dirigé de la cavité péricardique vers l'organe de BOJANUS. On ouvre dorsalement le péricarde et l'on dépose dans sa partie antérieure une goutte d'eau tenant en suspension des particules colorées. Après quelques instants, on trouve, s'avançant dans la partie initiale du rein et sortant du canal néphrostomien, un boyau ténu de quelques millimètres de long et de 1 à 2 dixièmes de millimètre de diamètre, constitué par un cylindre de mucus engluant des particules colorées et des corpuscules provenant de l'organe de KÉBER. Comme ce boyau est visible à travers les parois presque transparentes du péricarde et du conduit excréteur du rein, c'est là, soit dit en passant, un procédé facile pour mettre en évidence le canal néphrostomien, fort pénible à trouver dans les circonstances ordinaires.

Digitized by Google

par un transport mécanique par un courant d'eau remontant la néphridie (voir à ce propos FLEISCHMANN, p. 426).

SEMPER [1] a vu chez *Pinna* des concrétions rénales dans le péricarde. Chez les Anodontes conservés aussi, on trouve fréquemment dans cette cavité un liquide où flottent des vésicules hyalines provenant de la sécrétion de cellules rénales : nous avons expliqué antérieurement le mécanisme de ce reflux *post mortem* du contenu bojanien dans la cavité occupée par le cœur.

Ajoutons enfin que la communication entre le péricarde et le système circulatoire, qu'admettaient les partisans du mélange d'eau avec le sang par l'intermédiaire du rein, n'existant pas, toute base de fait manque à cette hypothèse créée à l'appui d'une théorie peu défendable. On n'a plus aucune raison pour admettre la pénétration du liquide palléal dans la cavité péricardique : cette théorie est en contradiction avec les données anatomiques et expérimentales acquises.

V. — RÉSUMÉ.

Le cœur de l'Anodonte présente une forme différente de celle qu'on lui prête généralement. A l'état d'extension, le ventricule touche ventralement et dorsalement les parois du péricarde et ses lobes latéraux en remplissent les culs-de-sac postérieurs; chaque oreillette, contractée à ce stade, se présente comme une lame triangulaire étalée obliquement du pourtour de l'orifice auriculo-ventriculaire à son insertion péricardique. Pendant la systole, le volume du ventricule diminue considérablement et sa contraction affecte surtout la région antérieure de son toit et ses lobes postérieurs; en même temps se produit la diastole auriculaire : les oreillettes, outre l'extension générale de leurs parois, émettent deux lames qui s'étalent au-dessus de la partie antérieure du ventricule et deux cæcums qui vont occuper les régions postérieures du péricarde. Il y a balancement entre les volumes respectifs du ventricule et des oreillettes, et ces trois organes, à chaque phase de la pulsation, remplissent la cavité péricardique.

[1] SEMPER, *Zoologische Aphorismen*. (ZEITSCHRIFT FÜR WISSENSCHAFTL. ZOOLOGIE, Bd XXII, p. 317.)

Digitized by Google

Dans les circonstances les plus ordinaires, on compte de quatre à six pulsations cardiaques par minute ; mais ce nombre varie avec la température et la pression qui règne dans le ventricule : une injection de liquide dans un cœur exsangue en ranime les contractions ; une réplétion exagérée du ventricule ralentit ses mouvements.

Chaque systole ventriculaire porte normalement la pression sanguine de 1 centimètre (pression diastolique) à 3 $^1/_2$ centimètres d'eau. On trouvera aux chapitres II et III la description des valvules dont le jeu détermine le sens du courant sanguin.

Au delà des artères, où la pression est déjà fort faible, la progression du liquide s'effectue surtout grâce à des contractions des organes. Le gonflement du pied n'est pas dû au travail des systoles ventriculaires, mais il se produit par le relâchement élastique des tissus auparavant contractés, avec appel de sang dans son réseau circulatoire.

Les contractions périodiques des muscles rétracteurs du pied assurent la progression du liquide sanguin du sinus viscéral vers les organes de Bojanus et les branchies. Le même facteur collabore, avec le jeu des cils du canal néphrostomien, au passage de la sécrétion des organes de Kéber dans les néphridies et détermine l'expulsion du contenu de ces dernières glandes.

C'est la systole ventriculaire qui détermine l'appel du sang des sinus branchiaux vers les oreillettes ; celles-ci, passives pendant leur diastole, ne fournissent, au moment de leur systole, que le faible travail correspondant au déversement de leur contenu dans le ventricule.

Les canaux néphrostomiens, à lumière capillaire, restent constamment béants ; mais le mouvement de leurs cils vibratiles détermine un courant, dirigé vers les organes de Bojanus, qui entraîne les produits d'excrétion des organes de Kéber et empêche tout reflux vers la cavité péricardique.

Les recherches qui forment la matière du présent mémoire ont été effectuées au Laboratoire de zoologie et d'anatomie comparée de l'Université de Gand. Nous remplissons un devoir agréable en exprimant ici à notre chef, M. le professeur F. Plateau, nos remerciements pour l'intérêt qu'il a témoigné à notre étude et pour les conseils précieux qu'il nous a donnés.

Digitized by Google

EXPLICATION DES PLANCHES.

PLANCHE I.

ANODONTA CELLENSIS.

Tracé I. — Tracé de pression ventriculaire. La longueur de chaque ligne du graphique correspond à la durée d'une minute. Echelle en centimètres d'eau, à droite, correspondant à la ligne 4.

Sur les lignes 1, 3 et 4, élévations de pression dues à la contraction des muscles rétracteurs du pied, après excitations (en ×) du siphon d'entrée, au moyen d'une pointe mousse.

Tracé II. — Tracé de pression ventriculaire. La longueur de chaque ligne du graphique correspond à 1 $^1/_2$ minute. Echelle en centimètres d'eau, correspondant à la dernière ligne.

Sur la 1re ligne, baisse de pression due à l'extension du pied; sur la 2e ligne, en ↑, une excitation du pied détermine une rétraction partielle : le graphique montre une contraction des muscles rétracteurs et une hausse persistante de la pression cardiaque; ligne 3, hausse de pression consécutive à l'injection dans le ventricule, en deux fois, de 1 centimètre cube de sérum de Kronecker.

Tracé III. — Tracé de pression ventriculaire. Anodonte dans de l'eau à température décroissante. La longueur du graphique correspond à une minute et demie. A gauche, les températures; à droite, correspondant à la ligne inférieure, échelle des pressions en centimètres d'eau.

Tracé IV. — Tracé de pression dans l'aorte antérieure. La longueur du graphique correspond, pour les lignes 1 et 2, à quatre minutes; pour la ligne 3, à deux minutes. Échelle des pressions en centimètres d'eau, correspondant à la ligne inférieure. En ×, contraction spontanée des muscles rétracteurs du pied.

Tracé V. — Tracé de pression péricardique. La longueur du graphique correspond à deux minutes. A droite, échelle en centimètres d'eau, correspondant à la ligne inférieure.

En ↑, excitation des orifices palléaux avec une pointe mousse; en ×, contractions spontanées des muscles rétracteurs du pied.

Digitized by Google

PLANCHE II.

PHOTOGRAPHIE I. — Coupe sagittale du cœur d'*Anodonta cellensis* (× 2 1/2). Le tube digestif a été enlevé en partie; pendant les manipulations, ses deux bouts ont légèrement dévié de leur direction primitive.

A. Oreillette droite.
B. Valvule de l'aorte antérieure.
C. Valvule de l'aorte postérieure.
D. Intestin.
E. Valvule auriculo-ventriculaire droite.

PHOTOGRAPHIE II. — *Anodonta cellensis*. Coupe sagittale (× 1 2/3). Les oreillettes et le ventricule sont rétractés anormalement. Comme on ne peut faire passer la lame du rasoir exactement par la cloison médiane mince et plissée qui sépare les chambres inférieures des organes de BOJANUS, c'est, sur la photographie, la surface interne de la néphride gauche qui est mise à nu.

A. Aorte antérieure.
B. Communication médiane entre les chambres supérieures des organes de BOJANUS; on aperçoit dans cette cavité la paroi plissée de la chambre inférieure droite.
C. Oreillette droite.
D. Valvule de l'aorte postérieure.
E. Sinus viscéral passant dans la bifurcation des muscles rétracteurs postérieurs du pied.

En avant de la lettre *E*, sous le péricarde, on remarque dans la paroi de ce sinus les origines des capillaires de l'organe de BOJANUS droit; tout à fait antérieurement, à peu près sous la lettre *B*, s'observent la valvule de KÉBER, son pilier médian postérieur et le sinus veineux pédieux.

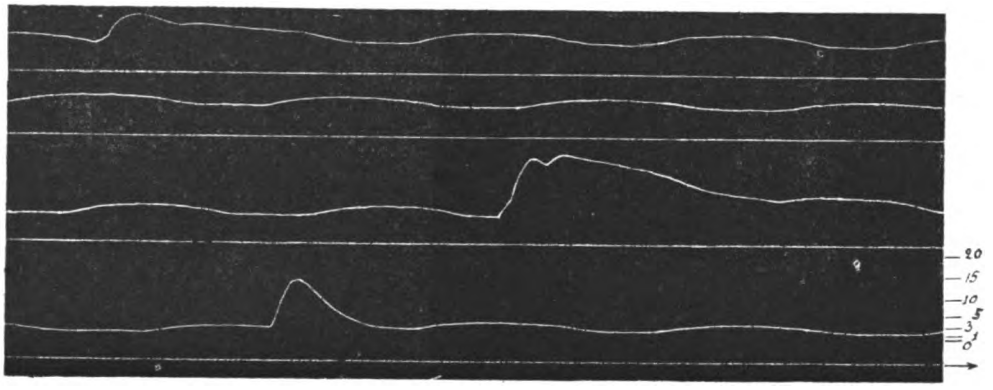
En dessous de la lettre *E*, la chambre inférieure de la néphridie gauche; on aperçoit par transparence le connectif nerveux cérébro-viscéral.

F. Artère du muscle adducteur postérieur.
G. Ganglion viscéral.
H. Branchie droite.
I. Tube digestif.
J. Artère viscérale.
K. Acini de la gonade.
L. Artère pédieuse.
M. Bouche.
N. Tubes de la glande digestive.

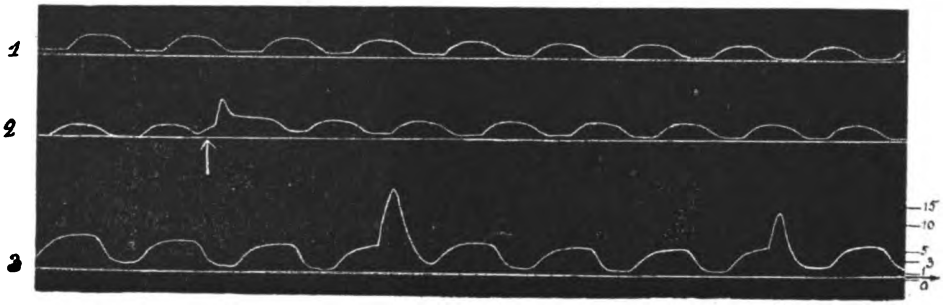
Digitized by Google

Planche I.

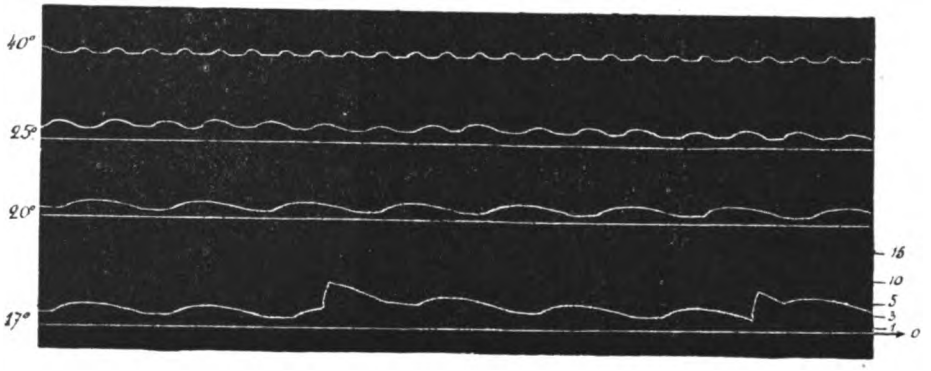
I.



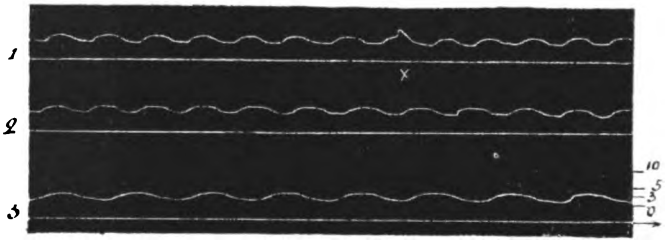
II.



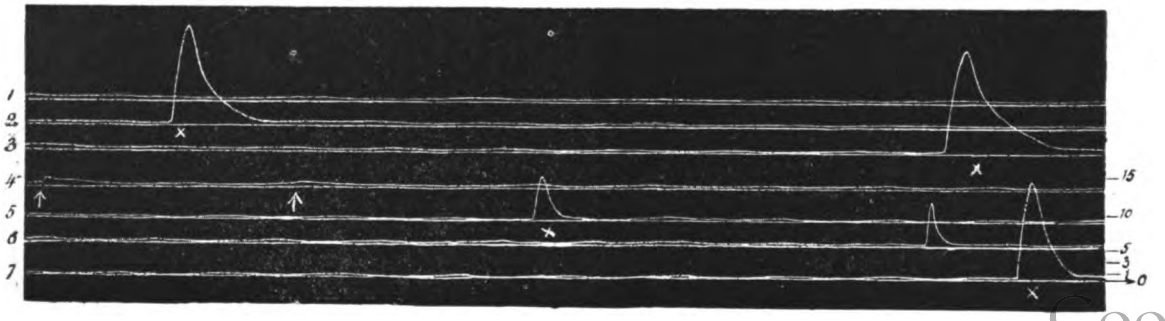
III.



IV.



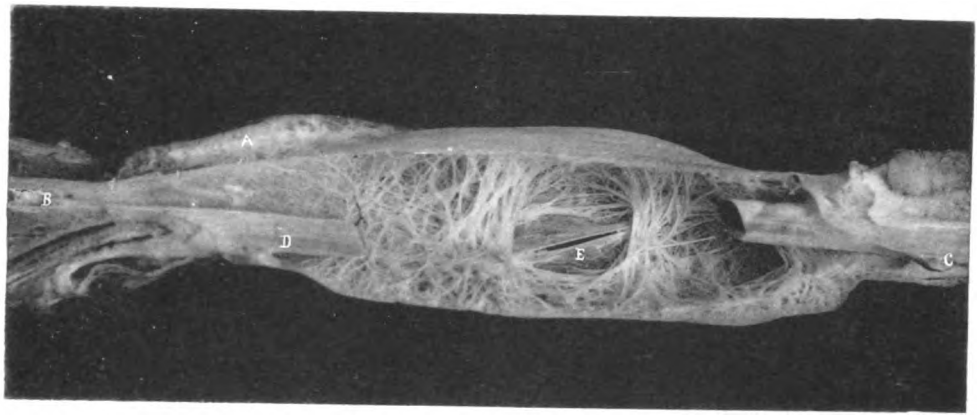
V.



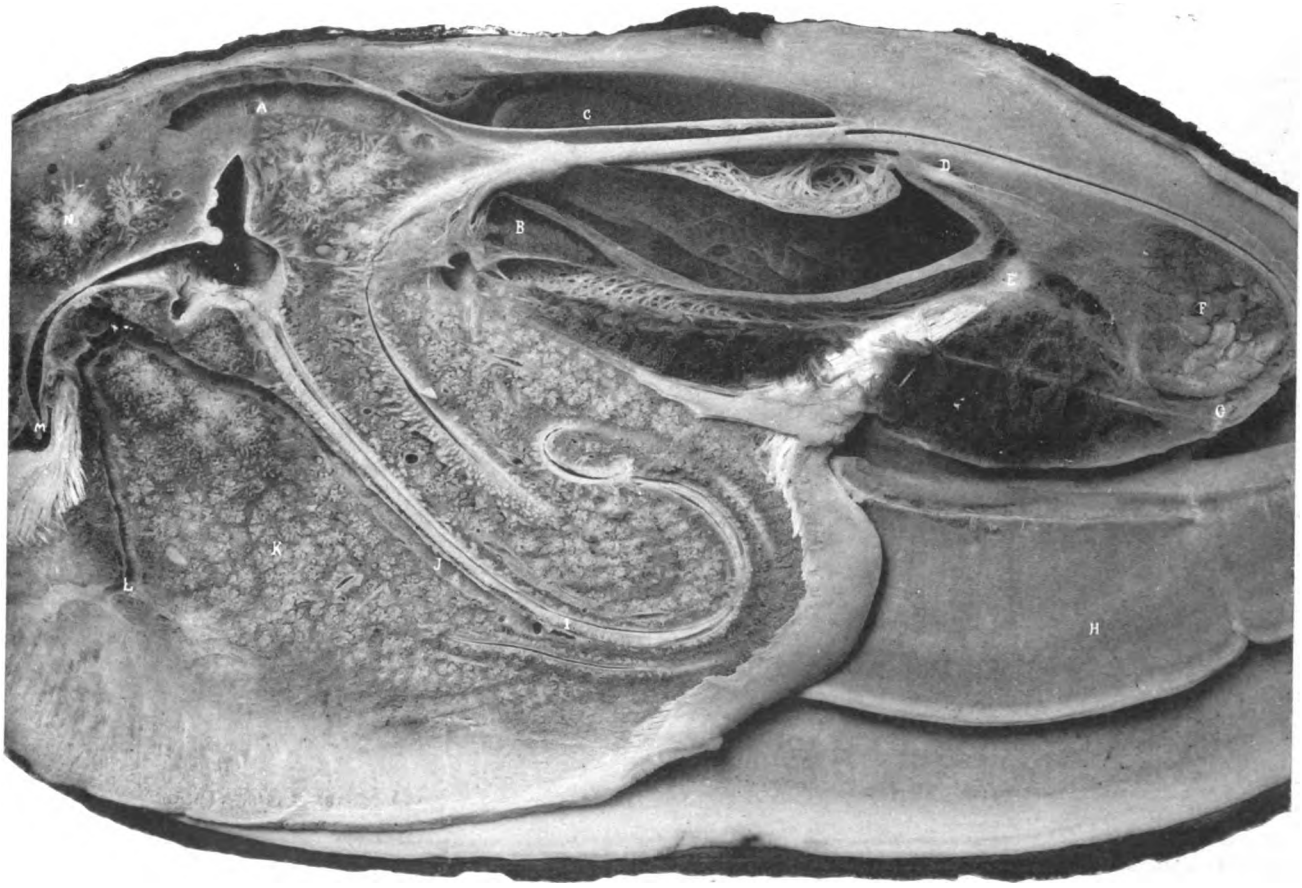
Digitized by Google

Digitized by Google

I.



II.



Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

JAN 27 1958

Digitized by Google

The Ohio State University
3 2435 06543170 2
THE OHIO STATE UNIVERSITY BOOK DEPOSITORY
D AISLE SECT SHLF SIDE POS ITEM C
8 08 30 25 7 02 005 0